

EFFET DU RANG SOCIAL SUR LES
STRATÉGIES HIVERNALES DE GESTION
DE L'ÉNERGIE CHEZ LE JUNCO ARDOISÉ
(*JUNCO HYEMALIS*)

par

François Vézina

mémoire présenté au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, Mai 1998



National Library
of Canada

Acquisitions and
Bibliographic Services

395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Bibliothèque nationale
du Canada

Acquisitions et
services bibliographiques

395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Your file Votre référence

Our file Notre référence

The author has granted a non-exclusive licence allowing the National Library of Canada to reproduce, loan, distribute or sell copies of this thesis in microform, paper or electronic formats.

The author retains ownership of the copyright in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque nationale du Canada de reproduire, prêter, distribuer ou vendre des copies de cette thèse sous la forme de microfiche/film, de reproduction sur papier ou sur format électronique.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur qui protège cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

0-612-40631-8

Le 11 Juin 1998 , le jury suivant a accepté ce mémoire dans sa version finale.
date

Président-rapporteur: M. Marco Festa-Bianchet
Département de biologie

Membre: M. Don Thomas
Département de biologie

Membre: M. Jean-Marie Bergeron
Département de biologie

SOMMAIRE

Pour les oiseaux de petite taille corporelle, vivre en climat boréal implique une consommation importante d'énergie durant l'hiver. Comme les échanges de chaleur entre un animal et son environnement passent par la surface corporelle et puisque le ratio surface/volume augmente avec une réduction de la taille, les petits animaux subissent des pertes de chaleur considérables dans les environnements froids. La stabilité thermique est maintenue par une production endogène de chaleur, ce qui induit un métabolisme élevé. Dans ces conditions, ces animaux doivent être en mesure de renouveler leurs dépenses ou bien de développer des stratégies leur permettant de survivre aux périodes de déficits énergétiques. L'hypothermie nocturne est utilisée par plusieurs espèces de passereaux comme moyen d'économie des réserves durant ces épisodes. Chez les oiseaux sociaux, ce problème peut s'amplifier en raison d'un accès différentiel à la ressource alimentaire suivant le rang des individus. Par exemple, chez certaines espèces, les individus dominants contrôlent l'accès au site d'alimentation, ce qui se répercute dans les capacités d'accumulation des réserves chez les autres individus du groupe. Plusieurs études ont proposé que les avantages de la dominance seraient le fruit d'un taux d'agression élevé envers les individus subordonnés, ce qui implique un niveau d'activités supérieur et donc des dépenses énergétiques plus élevées chez les dominants.

L'objectif de la présente étude était d'explorer les stratégies hivernales de gestion de l'énergie chez les passereaux dans un contexte social. Les prédictions émises étaient que dans un groupe social soumis à des conditions hivernales, le rang hiérarchique devrait affecter 1) le taux métabolique des individus, 2) l'accès à la ressource alimentaire et donc le niveau d'engraissement journalier et 3) le déficit énergétique en conditions difficiles impliquant une utilisation de l'hypothermie facultative variable en fonction des rangs.

Durant les hivers 1996 et 1997, des groupes de juncos ardoisés, *Junco hyemalis*, ont été suivis en conditions expérimentales. La première année, la totalité des expériences se sont déroulées en volière sur le campus de l'Université de Sherbrooke. L'année suivante, une section respirométrie en laboratoire, pour évaluer l'effet du rang social sur le métabolisme, a été ajoutée. Les groupes formés étaient composés de quatre individus et suivis durant des périodes de cinq jours. Les rangs sociaux étaient déterminés par observations directes. Chaque oiseau portait un

émetteur thermosensible permettant d'enregistrer en continu sa température corporelle par télémetrie. Un perchoir installé face à une mangeoire était raccordé à un système d'enregistrement de la masse et d'identification. De cette façon, le nombre de visites à la mangeoire, la durée de visites de même que la masse de chaque individu au moment précis de ces visites ont pu être enregistrés durant chaque expérience.

Les résultats de cette étude n'ont démontré aucun effet significatif du rang social sur le taux métabolique, le patron d'accès à la ressource, le gain ou la perte relative de masse corporelle de même que sur le patron d'utilisation de l'hypothermie. Le métabolisme est influencé par la taille corporelle mais la différence entre les tailles maximales et minimales de l'échantillon ne représente qu'une variation d'environ 10% dans la consommation d'oxygène. Aussi, même si les gros individus sont majoritairement dominants et comme l'accès à la ressource n'est pas limité par le rang, il aurait été peu probable que les variations de masse soient affectées par le statut hiérarchique puisque la taille affecte peu les dépenses d'énergies. Il en va de même pour l'utilisation de l'hypothermie. L'accès à la ressource et le gain de masse journalier étant indépendants du rang des individus, le niveau relatif de déficit énergétique est relativement semblable pour tous. Cependant, la température ambiante affecte directement les stratégies de gestion des réserves endogènes. La profondeur moyenne d'hypothermie est ajustée en fonction des réserves lipidiques disponibles au soir de même que de la température ambiante de nuit, ce qui affecte la perte de masse nocturne. Il apparaît que les oiseaux répondent par la suite à cette perte en ajustant leur nombre de visites le jour suivant. Finalement, il a été démontré que sans l'hypothermie, le gain de masse durant le jour serait insuffisant pour assurer la survie pendant une nuit complète. Ce qui confirme l'importance de l'hypothermie facultative comme moyen d'économie des réserves durant les périodes déficitaires.

REMERCIEMENTS

Ce projet n'aurait pu être réalisé sans le support intellectuel de mon directeur de recherche, Don Thomas. Grâce à lui, j'ai acquis beaucoup de connaissances dans un domaine qui m'était plutôt étranger et qui maintenant me passionne. Il m'a également permis de développer mon autonomie et je lui en suis très reconnaissant. J'adresse également mes remerciements aux membres de mon comité, Marco Festa-Bianchet, et Jean-Marie Bergereon pour leurs conseils utiles.

Durant les trois années de mon séjour à l'Université de Sherbrooke, j'ai toujours senti l'appui et l'encouragement de ma compagne de vie, Judith. Elle m'a permis de passer à travers les épreuves les plus difficiles. Je lui témoigne donc à elle de même qu'à Félix, mon fils, toute ma gratitude pour leurs encouragements malgré mon manque de disponibilité.

Je me dois de souligner l'aide indispensable de Geneviève Pomerleau, technicienne, pour les deux années d'expérimentation. Je lui suis reconnaissant d'avoir démontré autant d'intérêt à mon projet et de s'être dévouée, souvent sans compter ses heures, de la sorte. Ses suggestions et commentaires m'ont été d'une grande utilité. J'aimerais aussi remercier Jenny-France Charette pour son aide durant l'hiver 1997. Également, je souhaite remercier François Fournier, Luc Lavoie et Denis Réale, collègues et amis, pour leurs conseils judicieux et leurs encouragements.

Ce projet n'aurait pu être réalisé sans l'aide de Denis Charlebois qui a élaboré, durant ses temps libres, les programmes macros essentiels à l'extraction des données de masses. Sans lui, je serais toujours devant mon ordinateur à traiter les données de 1996. Je lui suis donc extrêmement reconnaissant et je lui adresse mes plus sincères remerciements.

Finalement, je reconnais le soutien financier accordé par les Fonds pour la formation de chercheurs et l'aide à la recherche (FCAR) pour mes deux premières années d'études. Le projet a également été subventionné à partir d'octrois, accordés à Don Thomas, provenant du Conseil de recherche en sciences naturelle et en génie du Canada (CRSNG) et du FCAR.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE	ii
REMERCIEMENTS	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES TABLEAUX	viii
LISTE DES FIGURES	x
LISTE DES ANNEXES	xiii
CHAPITRE 1 - INTRODUCTION	1
1.1 HOMÉOTHERMIE ET CONSOMMATION DE L'ÉNERGIE	1
1.2 LES PASSEREAUX EN CLIMAT BORÉAL	2
1.3 VARIATIONS DE MASSE CHEZ LES PASSEREAUX ET CONTRAINTES ASSOCIÉES À LA VIE SOCIALE ..	3
1.3.1 ENGRAISSEMENT	3
1.3.2 VIE SOCIALE	5
1.3.3 COÛT ÉNERGÉTIQUE DE LA DOMINANCE	7
1.4 STRATÉGIES DE GESTION DE L'ÉNERGIE CHEZ LES PASSEREAUX	8
1.4.1 COÛT DE L'HYPOTHERMIE	11
1.5 HYPOTHÈSES ET PRÉDICTIONS	12
CHAPITRE 2 - MATÉRIEL ET MÉTHODES	16
2.1 MODÈLE D'ÉTUDE	16
2.2 CAPTURE ET SITE D'ÉTUDE	16
2.3 VOLIÈRE EXPÉRIMENTALE	17
2.4 EXPÉRIMENTATION	18
2.4.1 EFFET DU RANG SOCIAL SUR LES VARIATIONS DE MASSE ET L'UTILISATION DE L'HYPOTHERMIE	18

2.4.1.1 TRAITEMENT DES DONNÉES BRUTES	24
2.4.1.1.1 VARIATIONS DE MASSE.....	24
2.4.1.1.2 TEMPÉRATURES CORPORELLES ET RANG SOCIAL.....	25
2.4.2 EFFET DU RANG SOCIAL SUR LE MÉTABOLISME AU REPOS	26
2.5 ANALYSES ET PROBLÈMES STATISTIQUES.....	29
2.5.1 VARIABLES.....	29
2.5.2 VARIATIONS DE MASSE, VISITES AUX MANGEOIRES ET RANG SOCIAL.....	30
2.5.3 RANG SOCIAL ET TEMPÉRATURE CORPORELLE	32
2.5.4 TEMPÉRATURE AMBIANTE, VARIATIONS DE MASSE ET HYPOTHERMIE	33
CHAPITRE 3 - RÉSULTATS.....	35
3.1 VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES.....	35
3.2 DOMINANCE SOCIALE	35
3.3 VARIATIONS INTER-INDIVIDUELLES ET RANG SOCIAL	37
3.4 EFFET DU RANG SOCIAL SUR LE MÉTABOLISME AU REPOS.....	38
3.4.1 TEST DE VALIDATION	39
3.4.2 EFFET DE LA DOMINANCE SOCIALE SUR LE MÉTABOLISME AU REPOS.....	40
3.5 VARIATIONS DE MASSE, VISITES AUX MANGEOIRES ET RANG SOCIAL.....	42
3.5.1 VALIDATION DU SYSTÈME DE PESÉE ET D'IDENTIFICATION.....	42
3.5.2 MASSE.....	44
3.5.3 VISITES.....	46
3.6 TEMPÉRATURES CORPORELLES ET RANG SOCIAL.....	49
3.7 TEMPÉRATURE AMBIANTE, VARIATIONS DE MASSE ET HYPOTHERMIE.....	51
3.8 RANG SOCIAL ET HYPOTHERMIE.....	54
3.9 NOMBRE DE VISITES, VARIATIONS DE MASSE ET TEMPÉRATURES AMBIANTES	54
CHAPITRE 4 - DISCUSSION.....	58
4.1 DÉPENSES ÉNERGÉTIQUES.....	59

4.1.1 EFFET DU RANG SOCIAL SUR LE MÉTABOLISME AU REPOS	59
4.1.2 MÉTABOLISME ET TAILLE CORPORELLE	63
4.2 VARIATIONS DE MASSE ET VISITES AUX MANGEOIRES.....	64
4.2.1 MASSE.....	64
4.2.2 EFFET DU RANG SOCIAL SUR LE TAUX DE VISITES AUX MANGEOIRES	66
4.3 HYPOTHERMIE, RANG SOCIAL, VARIATIONS DE MASSE ET TEMPÉRATURE AMBIANTE.....	68
4.4 ÉCONOMIES D'ÉNERGIE RELATIVES À L'HYPOTHERMIE	72
4.5 RANG SOCIAL ET HYPOTHERMIE.....	73
CONCLUSION.....	75
ANNEXES	76
BIBLIOGRAPHIE	83

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Durée des séries expérimentales réalisées en 1996 et 1997 et type de données enregistrées	23
Tableau 2: Noms des variables et abréviations associées	30
Tableau 3: Effets du sexe et du rang social sur les masses matinales et finales enregistrées en 1997	45
Tableau 4: Effet du sexe et du rang sur les gains de masse relatifs moyens et les pertes de masse relatives moyennes en 1997	46
Tableau 5: Effet du rang social et du sexe sur les paramètres d'accès journalier à la ressource alimentaire	47
Tableau 6: Analyses non-paramétriques de l'effet du sexe et du rang social sur la durée totale moyenne de visites aux mangeoires	47
Tableau 7: Effets du sexe et du rang social sur les variations de température corporelle pour les années 1996 et 1997	50
Tableau 8: Effets combinés de la température ambiante de nuit et de la profondeur moyenne d'hypothermie sur la perte relative de masse corporelle	53

Tableau 9: Comparaison des relations pertes de masse vs gains de masse la veille et pertes de masse vs gains de masse le jour suivant dans un modèle de régression pas à pas 53

Tableau 10: Effets combinés de la température ambiante de nuit et de la quantité moyenne de réserves accumulées en journée sur la profondeur moyenne d'hypothermie 54

LISTE DES FIGURES

Figure 1:	Facteurs environnementaux et sociaux pouvant affecter les stratégies de gestion de l'énergie chez les passereaux de petite taille corporelle	14
Figure 2:	Vue schématisée de la volière expérimentale	19
Figure 3:	Sessions d'expérimentation démontrant l'alternance entre les parties en volière et celles en laboratoire. Les parties A et B font références aux périodes précédant et suivant le transfert d'individus entre les deux cages	19
Figure 4:	Vue schématisée du montage expérimental utilisé pour la collecte des données de masse et de visites. Il est à noter que le collecteur à graines de même que la boîte contenant la balance ont été omis sur cette image afin de simplifier le schéma	22
Figure 5:	Exemple de patron de température corporelle (T_c) pour un individu dominant et un individu subordonné de même que la température ambiante (T_a) correspondante enregistrée en 48 heures. L'ouverture et la fermeture des lumières sont indiquées. Les lettres majuscules représentent les variables extraites pour le traitement et l'analyse. A = Dépression moyenne de T_c (profondeur d'hypothermie), B = Écart type de la moyenne de la T_c de nuit (indicateur de la variation de nuit), C = Décalage entre la fermeture des lumières et la température minimale atteinte, D = Dépression maximale de T_c atteinte, E = Heure d'atteinte de la T_c de jour	27
Figure 6:	Températures ambiantes moyennes prévalant durant les expériences de 1996 et 1997. La coupure dans les courbes représente le changement d'année de 1996 à 1997	36

Figure 7:	Durée moyenne de jour et de nuit pour chaque session expérimentale. La coupure dans les courbes représente le changement d'année de 1996 à 1997	36
Figure 8:	Relation entre la longueur d'aile et le rang social des individus étudiés en 1996 et 1997	37
Figure 9:	Relation entre la taille corporelle et le sexe des individus étudiés en 1996 et 1997	38
Figure 10:	Fréquence absolue d'occupation de chaque rang en fonction des sexes pour tous les groupes observés en 1996 et 1997	39
Figure 11:	Relation entre la longueur d'aile et le métabolisme spécifique à -10°C en fonction des sexes et des individus portant ou non un émetteur	41
Figure 12:	Relation entre la masse et le métabolisme spécifique à -10°C	41
Figure 13:	Relation entre la masse calculée par le système et la masse réelle des oiseaux suivis dans la cage 1 (balance Sartorius)	43
Figure 14:	Relation entre la masse calculée par le système et la masse réelle des oiseaux suivis dans la cage 2 (balance Ohaus)	43
Figure 15:	Effet du rang social sur la masse moyenne au matin et la masse moyenne au soir en 1997. L'étoile indique une différence significative ($p < 0,05$) entre les rangs que ce soit pour la masse au matin ou la masse au soir	45

Figure 16: Effet du rang social sur le nombre, la durée moyenne et totale de visites aux mangeoires pour l'année 1997. a) Durée moyenne (les valeurs ont été retransformées à partir de l'analyse faite sur la variable transformée en log), b) Durée totale, c) Interaction RANG*SEXE pour le nombre de visites (les valeurs ont été retransformées après l'analyse sur le log du nombre de visites), d) Interaction RANG*SEXE pour la durée moyenne journalière de visites (les valeurs ont été retransformées après l'analyse sur le log de la durée moyenne de visites). Les nombres au sommet des bâtonnets représentent la taille échantillon. Les étoiles indiquent un seuil de signification de 0,05 avec un test à postériori. Bâtonnets blancs = mâles, bâtonnets noirs = femelles 48

Figure 17: Relation entre la température ambiante moyenne de nuit et la profondeur moyenne d'hypothermie 52

Figure 18: Relation entre la perte de masse, corrigée pour la taille corporelle, et la température ambiante moyenne de nuit 52

Figure 19: Dépression moyenne de T_c résiduelle (suppression de l'effet de la température ambiante) en fonction du rang social une fois le gain de masse relatif contrôlé. Les étoiles représentent les différences significatives ($\alpha = 0,05$) révélées par le test de Scheffé et les nombres au sommet des bâtonnets la taille de l'échantillon. Les valeurs ont été recalculées à partir des résultats en racine carré 55

Figure 20: Relation entre le nombre moyen de visites par jour et la perte moyenne de masse relative la nuit précédente 56

LISTE DES ANNEXES

ANNEXE 1: Critères utilisés pour sexer et âger le junco ardoisé..... 76

ANNEXE 2: Programmes macro utilisés pour l'identification et le calcul de la masse des
individus lors de leurs visites aux mangeoires 78

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

1.1 HOMÉOTHERMIE ET CONSOMMATION DE L'ÉNERGIE

Au cours de l'évolution, l'acquisition de l'homéothermie chez les vertébrés a apporté un lot important d'avantages, et ce, tant au niveau de l'exploitation de nouvelles niches écologiques que de l'efficacité des systèmes physiologiques impliqués dans le métabolisme (Crompton *et al.* 1978). Cependant, maintenir une température corporelle constante indépendamment des conditions environnementales peut impliquer certaines contraintes énergétiques variables en fonction du milieu de vie et l'écologie de l'animal. En fait, les phénomènes régissant les demandes énergétiques chez les homéothermes découlent de principes physiques reliés à la taille corporelle et à la forme des organismes.

Pour tout animal, la surface corporelle est la voie principale d'échange de chaleur avec l'environnement (Schmidt-Nielsen 1990). La quantité de chaleur gagnée ou perdue, que ce soit par conduction thermique, convection, radiation ou évaporation sera donc fonction de cette surface. Également, pour tout objet de taille croissante, la surface augmente suivant une proportion approximativement égale à $2/3$ du volume (Schmidt-Nielsen 1984). Ainsi, avec une augmentation de la taille, on note que le volume s'accroît plus rapidement que la surface. C'est dire qu'une petite taille corporelle est synonyme de grande surface relativement à la masse. En d'autres mots, les organismes de petite taille subissent des échanges de chaleur avec leur environnement beaucoup plus prononcés que leurs homologues de taille plus imposante.

En climat froid, maintenir une température corporelle constante signifie que les pertes de chaleur doivent être contrebalancées par les gains endogènes (Schmidt-Nielsen 1990). Les animaux ayant une grande surface par rapport à leur volume et conséquemment de grandes pertes dans un tel environnement, doivent donc produire plus de chaleur, relativement à leur masse, pour maintenir leur stabilité thermique. En ce sens, on observe une relation proportionnelle entre la

taille corporelle des homéothermes et leur taux métabolique spécifique (Kleiber 1961), c'est-à-dire le métabolisme par unité de masse. En fait, le métabolisme par unité de masse augmente de façon quasi exponentielle, avec une réduction de la taille (Schmidt-Nielsen 1990). En terme écologique, ce phénomène signifie que les organismes de petite taille subissent des pertes de chaleur importante dans un environnement froid et que ces pertes doivent être contrebalancées par un taux métabolique élevé. Cependant, un métabolisme élevé implique une consommation d'énergie en conséquence, qu'elle soit sous forme de réserves endogènes, dont la quantité est limitée par la taille de l'animal, ou simplement en termes d'aliments disponibles. L'animal qui vit avec cette contrainte doit donc être en mesure de trouver dans son environnement les ressources lui permettant d'acquérir cette énergie.

En résumé, les organismes homéothermes de petite taille ont des pertes de chaleur importantes en climats froids, ils brûlent leur réserves d'énergie à un taux très élevé comparativement à un animal de taille moyenne et ont une capacité physique d'accumulation des réserves relativement faible. La résultante directe de ce phénomène est que ces animaux sont constamment en recherche de nourriture durant la phase active du jour pour éviter les déficits énergétiques (McNab 1989).

1.2 LES PASSEREAUX EN CLIMAT BORÉAL

La température corporelle moyenne chez les oiseaux durant la période d'activité varie entre 40,02°C et 43,85°C, la moyenne pour les passereaux se situant à 41,6°C (Prinzinger *et al.* 1991). Pour ce dernier groupe, il est évident que vivre en climat boréal avec une température corporelle élevée représente une dépense d'énergie considérable, et ce, de façon constante. Les pertes de chaleur sont fonction du gradient thermique entre l'animal et son environnement (Schmidt-Nielsen 1990). Donc, les passereaux qui sont de petite taille et ont une grande surface corporelle subissent des pertes d'autant plus grandes que la température ambiante est froide. Ainsi, pour les espèces qui subsistent dans les habitats boréaux durant l'hiver, les contraintes énergétiques sont amplifiées par une période d'alimentation diurne raccourcie et une période de jeûne nocturne allongée. De plus, chez les granivores qui se nourrissent au sol, le climat

(tempêtes, accumulation de neige, etc.) peut représenter une contrainte considérable, en ce sens que la disponibilité de la ressource peut se révéler imprévisible (King et Farner 1966).

Il a été mentionné plus haut que les animaux de petite taille ont peu d'espace physique pour l'accumulation des réserves endogènes. Plusieurs études ont démontré qu'en hiver chez les passereaux, les réserves lipidiques, constituant la principale source d'énergie chez les oiseaux (Blem 1990), ne sont généralement suffisantes que pour soutenir un jeûne forcé d'environ un à trois jours (King et Farner 1966, Evans 1969, Blem 1976, Nolan et Ketterson 1983, Swanson 1991a, Smith et Metcalfe 1997). Dans ces conditions, il est évident que l'apport journalier d'énergie devient un facteur limitant la survie et que la régulation des réserves lipidiques est un élément crucial dans les stratégies de gestion de l'énergie.

1.3 VARIATIONS DE MASSE CHEZ LES PASSEREAUX ET CONTRAINTES ASSOCIÉES À LA VIE SOCIALE

1.3.1 ENGRAISSEMENT

Le niveau d'accumulation des réserves d'énergie est plus élevé durant l'hiver que pendant l'été chez les oiseaux de petite taille (King et Farner 1966, Helms 1968, King 1972, Blem 1976, King et Mewaldt 1981, Haftorn 1989). De plus, le niveau maximal d'accumulation journalière apparaît généralement pendant les périodes de froid intense et au moment où la durée du jour est minimale (Helms et Drury 1960, Helms 1968, Newton 1969, Evans 1969, Blem et Shelor 1986, Haftorn 1989). En fait, on distingue deux niveaux d'accumulation de réserves endogènes chez les passereaux en hiver. En 1972, King a proposé que l'engraissement journalier permettrait à ces oiseaux de survivre à la nuit. L'engraissement saisonnier serait l'autre façon de faire face aux périodes de bilan énergétique négatif, cette fois-ci pour des durées plus ou moins prolongées. Lehikoinen (1987) a par la suite élaboré, à partir d'observations réalisées chez des mésanges, des modèles permettant de mieux comprendre ces deux types d'accumulation interreliés. Selon lui, l'engraissement journalier serait additif à l'engraissement saisonnier si bien que durant les périodes où les nuits sont longues et les jours sont courts, les oiseaux sur-accumulent des lipides et obtiennent une augmentation de la masse matinale permettant de

tamponner les imprévisibilités du jour suivant le jeûne nocturne. Cependant, le modèle proposé par Lehikoinen s'applique au genre *Parus* et n'est pas nécessairement généralisable à l'ensemble des passereaux. En fait, Rogers (1995) suggère trois systèmes pouvant réguler l'accumulation des réserves hivernales chez les oiseaux de petite taille. Dans le premier cas, les animaux agiraient comme « prédicteurs », c'est-à-dire qu'ils se fient seulement sur des indices ultimes provenant de l'environnement (ex: photopériode) ou sur des mécanismes endogènes (ex: horloge biologique) pour réguler leur niveau de réserves. Le chardonneret jaune, *Carduelis tristis*, est un bon exemple de prédicteur. Son niveau d'accumulation de réserves est fortement corrélé aux variations de température à long terme et reste invariable lors de rares événements climatiques ponctuels comme des températures ambiantes s'éloignant des moyennes saisonnières (Dawson et Marsh 1986). Le deuxième type de régulation apparaîtrait dans les cas où les oiseaux agissent plutôt comme « répondeurs » aux indices proximaux de l'environnement. Ces animaux exploiteraient l'information locale fournie par l'environnement pour gérer leur niveau de réserves en fonction des variations à court terme de la température et du niveau de prédictabilité de la ressource alimentaire. Le junco ardoisé est un exemple de répondeur puisque son patron d'engraissement répond, sur de courtes périodes, aux manipulations de la température ambiante en conditions expérimentales (Rogers 1995). Le dernier type de régulation se rapproche davantage du modèle proposé par Lehikoinen. Il s'agit du type « répondeur-prédicteur » où l'accumulation journalière est influencée par les variations à court terme de température en plus d'un engraissement à long terme apparaissant en prévision de conditions hivernales difficiles. Le genre *Parus* serait un exemple de répondeur-prédicteur (Rogers 1995).

Si le niveau d'accumulation journalier des réserves varie selon la saison, il varie également avec la latitude et l'altitude. D'ailleurs, plusieurs expériences ont permis de démontrer que le niveau de réserves lipidiques, pour une espèce donnée, augmente chez les populations nordiques ou vivant en montagne (Nolan et Ketterson 1983, Rogers *et al.* 1993, Rogers 1995, Smith et Metcalfe 1997). Aussi, ces mêmes études s'accordent à dire que le climat et la température ambiante jouent un rôle prépondérant dans ce phénomène.

Dans ces conditions, on est généralement porté à penser que les passereaux qui hivernent en climat boréal et qui subissent des conditions hivernales extrêmes ont tout avantage à maintenir un maximum de réserves pour affronter les périodes de non disponibilité de la ressource.

Cependant, ces animaux maintiennent généralement un niveau de réserves lipidiques inférieur à leurs capacités maximales (King et Farner 1966, King 1972, Blem 1976). Pour expliquer ce phénomène, on s'accorde aujourd'hui à dire que le niveau optimal de masse chez les passereaux qui hivernent est régulé en fonction d'un compromis entre la menace de prédation et d'inanition (Lima 1986, Rogers 1987, McNamara et Houston 1987, 1990, McNamara *et al.* 1994, Houston et McNamara 1993, Rogers et Smith 1993, Bednekoff et Houston, 1994). En fait, accumuler des réserves est un moyen efficace pour survivre dans un environnement où la disponibilité de la ressource est imprévisible (Rogers 1987, Blem 1990). Cependant, cette accumulation a pour conséquence directe d'augmenter le poids de l'animal et ainsi réduire ses capacités de vol, l'exposant davantage aux risques de prédation (Blem 1975, Pond 1978, Stuebe et Ketterson 1982, Nolan et Ketterson 1983, Lima 1986, McNamara et Houston 1987, 1990). Il est donc évident que ce compromis est considéré dans les stratégies de gestion de l'énergie chez les passereaux.

1.3.2 VIE SOCIALE

Un autre phénomène qui influence de façon importante l'accumulation des réserves endogènes et les dépenses d'énergie durant l'hiver chez les oiseaux de petite taille est la vie sociale. On associe généralement toute une série d'avantages au fait d'avoir un statut hiérarchique élevé dans un groupe. Entre autres, il a été démontré chez plusieurs espèces de passereaux, que les individus dominants ont la capacité de monopoliser les meilleures parties de l'habitat et ont un accès préférentiel à la ressource alimentaire (Fretwell 1969, Craig *et al.* 1982, Ekman et Askenmo 1984, Lundberg 1985, Koivula *et al.* 1994), qu'ils ont un meilleur taux de survie (Baker et Fox 1978, Kikkawa 1980, Ekman et Askenmo 1984, Piper et Wiley 1990, Koivula *et al.* 1994), qu'ils ont des périodes d'alimentation prolongées (Holberton *et al.* 1989) et une diète plus variée (Lagen et Rabenold 1994). Les individus subordonnés doivent prendre davantage de risques face à la prédation (Ketterson 1979, Schneider 1984, Hegner 1985, Koivula *et al.* 1994), subissent des stress plus importants (Fretwell 1969) et ont des périodes d'attente imposées par les dominants pour accéder à la ressource (Craig *et al.* 1982, Ramenofsky *et al.* 1992).

Dans ces conditions, si le statut social a un effet direct sur l'accès au site d'alimentation, le niveau d'engraissement hivernal chez certaines espèces devrait également être variable en fonction du rang des individus. En fait, ces dernières années, plusieurs études réalisées en parallèle ont permis de mettre à jour deux patrons principaux d'accumulation des réserves qui diffèrent en fonction du rang hiérarchique. Le premier qui, selon Witter et Swaddle (1995), est le plus courant démontre que les individus dominants accumulent significativement plus de réserves lipidiques que les individus subordonnés parce qu'ils sont en mesure de monopoliser l'accès à la ressource ou d'obtenir une meilleure qualité d'alimentation (Fretwell 1969, Baker et Fox 1978, Ketterson 1979, Millikan *et al.* 1985, Wiedenmann et Rabenold 1987, Piper et Wiley 1990). Le deuxième cas est le patron inverse où l'on note que les individus subordonnés accumulent plus de réserves que les dominants (Ekman et Lilliendahl 1993, Witter et Swaddle 1995) apparemment pour faire face à une ressource alimentaire imprévisible. Witter et Swaddle (1995) ont développé davantage ces idées et ont ainsi permis de mieux comprendre cette problématique. Selon eux, il apparaît que les individus subordonnés auraient avantage à maintenir un niveau élevé de réserves en raison de l'imprévisibilité des gains d'énergie. Ce phénomène serait possible seulement dans les cas où 1) la compétition et le degré d'interaction agonistique sont faibles et 2) la ressource alimentaire n'est pas un facteur limitant. À partir du moment où la nourriture est peu disponible ou que la compétition entre les individus est relativement élevée, il devient impossible pour un subordonné de sur-accumuler des réserves en prévisions des périodes critiques. Dans ces conditions, on observera que les individus dominants ont un taux d'accumulation supérieur aux subordonnés, comme par exemple le junco ardoisé en nature (Fretwell 1969, Baker et Fox 1978, Ketterson 1979, Millikan *et al.* 1985)

Witter et Swaddle (1995) ont également soumis une hypothèse alternative. Il se peut que l'on observe un niveau optimal de réserves variable en fonction du rang social. En d'autres mots, si le niveau d'engraissement augmente le risque de prédation en réduisant les capacités de vol et que les individus subordonnés sont plus exposés à la prédation de par les contraintes associées à leur possibilité d'alimentation, il est clair que l'accumulation des réserves n'a pas le même coût pour un dominant et un subordonné. Il se peut donc que les individus de rangs hiérarchiques inférieurs aient avantage à accumuler moins de réserves. Dans ce cas, on parle plutôt de coût différentiel à l'accumulation des réserves en fonction du rang.

1.3.3 COÛT ÉNERGÉTIQUE DE LA DOMINANCE

Si les bénéfices associés à la dominance hiérarchique semblent substantiels, on peut se poser la question à savoir si le fait d'être dominant n'implique pas aussi des coûts mesurables en terme d'énergie. Plus précisément, on sait que les individus dominants dans les groupes de passereaux sont souvent les plus actifs et les plus agressifs, visiblement dans le but de maintenir les acquis reliés à leur statut (Ketterson 1979). Ce niveau d'activité peut représenter une demande énergétique élevée qui serait probablement contrebalancée par un meilleur succès dans la quête alimentaire (Hogstad 1989). D'après Roskaft *et al.* (1986), le fait que l'on note chez plusieurs espèces un niveau d'hormones androgènes plus élevé chez les dominants (Wingfield *et al.* 1987) implique que ces hormones doivent agir sur le système nerveux en augmentant le niveau d'agressivité et d'activité. Aussi, le taux métabolique au repos (TMR) durant la phase active devrait être plus élevé, conséquemment à l'effet anabolique des hormones androgènes ou parce qu'avoir un métabolisme élevé permet d'augmenter le taux d'accumulation du glycogène dans le foie. D'ailleurs, produire une hormone comme la testostérone, qui est généralement retrouvée en concentration plus élevée chez les individus agressifs (Beletsky *et al.* 1995, Dufty 1989), peut impliquer un coût métabolique non-négligeable (Feuerbacher et Prinzinger 1981 mais voir Hänsler et Prinzinger 1978). Dans cette voie, certaines études ont pu démontrer une relation significative entre le taux métabolique et le rang hiérarchique des individus. Par exemple, chez la mésange boréale, *Parus montanus*, Hogstad (1987) a démontré que les individus de rang social supérieur peuvent avoir un TMR jusqu'à 25% plus élevé que celui des individus subordonnés d'un même groupe. De plus, si l'individu dominant est supprimé, on note une augmentation significative du TMR de l'oiseau suivant dans l'ordre hiérarchique, lequel devient à son tour le dominant. Cependant, le taux métabolique de base (TMB) mesuré durant la phase de repos ne laisse voir aucun effet du rang chez cette espèce (Hogstad 1987). Ce dernier fait est en accord avec les observations de Bryant et Newton (1994) qui n'ont observé aucun effet significatif du rang social sur le TMB chez le cincle plongeur, *Cinclus cinclus*. D'après Hogstad (1989), ce phénomène vient simplement appuyer l'idée que la différence de TMR en fonction du rang est résultante du niveau d'activité aussi variable en fonction du rang. Il est à noter que Roskaft *et al.* (1986) ont également démontré chez la mésange charbonnière, *Parus major*, et chez le gobe-mouche noir, *Ficedula hypoleuca*, une élévation de TMR avec le statut hiérarchique. Ils ont de plus observés une augmentation significative de la masse relative (corrigée pour la taille corporelle) du coeur chez les individus dominants (seulement chez la mésange charbonnière). Ce

dernier élément suppose une meilleure condition physique chez les dominants, probablement en réponse à un taux d'activité plus élevé.

Il est important de comprendre que le fait de vivre dans un climat boréal avec des périodes d'alimentation réduites en hiver, des dépenses énergétiques élevées et une disponibilité variable de la ressource alimentaire doit forcément induire une augmentation de l'efficacité de la quête alimentaire. Aussi, le coût métabolique impliqué dans l'activité physique devrait en être d'autant plus affecté que les conditions environnementales seront difficiles. Dans ce cas, il est possible que l'on observe un coût énergétique à la dominance plus important dans les environnements rigoureux.

1.4 STRATÉGIES DE GESTION DE L'ÉNERGIE CHEZ LES PASSEREAUX

Suite aux propos exposés précédemment, il est clair que pour une espèce d'oiseau sédentaire durant la saison froide, vivre dans un environnement hostile représente un coût énergétique important. D'ailleurs, il apparaît que cette contrainte soit impliquée dans la distribution géographique de plusieurs espèces de passereaux granivores puisque selon Root (1988a, 1988b) la répartition de telles espèces est corrélée à la température minimale du mois de janvier, et donc aux conditions extrêmes en terme de température ambiante et de climat.

Si les dépenses énergétiques sont importantes, elles doivent être compensées et renouvelées de façon régulière. Cependant, il se peut que l'animal se retrouve en déficit énergétique lorsque soumis à des conditions rigoureuses. Pour survivre, l'oiseau doit donc être en mesure de faire face à un certain niveau de déficit sur des périodes plus ou moins prolongées. Au cours d'une journée d'hiver, la nuit est probablement la période la plus difficile en terme de survie car c'est pendant la nuit que l'on enregistre les températures ambiantes les plus basses. De plus, le jeûne forcé est considérablement allongé en raison de la photopériode. Aussi, il n'existe pas beaucoup d'alternatives pour survivre aux déficits énergétiques engendrés par une petite taille corporelle chez les passereaux.

Augmenter l'isolation est probablement la solution la plus fréquente. Elle contribue en fait à réduire la conductance thermique de l'animal et, ainsi, à abaisser les pertes de chaleur dans l'environnement (Schmidt-Nielsen 1990). Chez beaucoup de mammifères, la couche de lipides sous-cutanée a une valeur isolante importante (Schmidt-Nielsen 1990). Cependant, chez les oiseaux de petite taille, vu leur métabolisme élevé, les réserves lipidiques doivent plutôt être considérées comme source de carburant énergétique (Blem 1990). Toutefois, en variant la quantité et le type de plumes, il est possible d'améliorer la valeur isolante du plumage (Schmidt-Nielsen 1990). Par contre, il y a une limite physique à l'isolation. En général, les petits oiseaux n'ont pas la capacité de compenser la totalité des pertes de chaleur causées par leur grande surface corporelle en ajustant uniquement leur niveau d'isolation par les plumes (Lyman *et al.* 1982).

Une deuxième façon de réduire le déficit énergétique durant la nuit est ce que l'on appelle la thermorégulation comportementale. Chez plusieurs espèces de passereaux, l'utilisation d'un microclimat favorable pour passer la nuit permet de réduire les pertes de chaleur par convection et radiation (Buttemer 1985, Walsberg 1986, Webb et Rogers 1988). Aussi chez certaines espèces sociales, le regroupement nocturne permet de réduire la surface corporelle totale d'un groupe d'oiseaux en contact physique, ce qui réduit d'autant plus les pertes de chaleur par individu (Chaplin 1982). Cependant, si ces comportements permettent de compenser une partie des pertes de chaleur nocturnes, cette compensation peut s'avérer insuffisante durant les périodes critiques et doit donc être jumelée à un mécanisme physiologique d'économie d'énergie comme l'hypothermie contrôlée (Webb et Rogers 1988).

À ce jour, l'utilisation de l'hypothermie facultative a été répertoriée chez neuf ordres d'oiseaux et également neuf familles de passereaux (Reinertsen 1996). Cependant, selon Prinzinger *et al.* (1991), il est possible que cette stratégie soit répandue chez toutes les espèces qui subissent des contraintes énergétiques associées à l'inanition ou à des pertes de chaleur. Chez tous les oiseaux, la période de repos nocturne est caractérisée par une faible dépression de température corporelle de l'ordre de 1 à 2°C (Prinzinger *et al.* 1991). Cependant, chez plusieurs espèces, une réduction de l'apport alimentaire ou un stress thermique entraîné par des températures ambiantes trop froides peuvent provoquer une baisse beaucoup plus importante de la température corporelle durant la phase de repos (Prinzinger *et al.* 1991). Cette variation de température corporelle est un

phénomène contrôlé par l'animal (Reinertsen et Haftorn 1983) et on l'observe autant chez les oiseaux vivant dans des environnements arctiques, boréal et tempérés que dans des régions désertiques, subtropicales et tropicales (Reinertsen 1996). C'est un phénomène qui peut apparaître à n'importe quelle saison de l'année en autant que les stimuli nécessaires à son apparition soient présents (Reinertsen 1996). Il est cependant important de faire la distinction entre l'hypothermie facultative et la torpeur. Toujours selon Prinzinger *et al.* (1991), l'hypothermie est un état physiologique représenté par une baisse de température corporelle sous le niveau normal nocturne pour l'espèce et se situe en moyenne entre 25 et 35°C. La torpeur cependant, apparaît lorsque la température corporelle chute en-dessous de 25°C. Elle est accompagnée d'une réduction du métabolisme pouvant aller jusqu'à 1/50^e de la valeur de base pour l'espèce. Chez les oiseaux, le phénomène de torpeur réelle n'a été enregistré que chez les Caprimulgidae (engoulevents) et les Trochilidae (colibris) (Prinzinger *et al.* 1991).

Il a été mentionné plus haut que l'hypothermie nocturne est un phénomène contrôlé par l'animal qui permet de réaliser des économies potentielles d'énergie. En fait, la quantité de réserves endogènes qu'un oiseau est en mesure de préserver est fonction 1) du gradient thermique entre la température du corps de l'animal et celle de l'air (ΔT), 2) de la durée de la période d'hypothermie et 3) de la masse de l'animal (qui influence le taux métabolique) (Reinertsen 1996). Pour maintenir la stabilité thermique, les pertes de chaleur doivent être équivalentes aux gains endogènes (Schmidt-Nielsen 1990). Cependant, relativement à la surface corporelle, ces pertes sont fonction du gradient thermique, ΔT . Évidemment, plus ce gradient est élevé, plus l'énergie à consommer pour maintenir la stabilité est importante. Dans ces conditions, il peut être préférable d'abaisser la température corporelle de façon à réduire le gradient ΔT et utiliser moins d'énergie pour maintenir la chaleur du corps. Par exemple, chez la mésange boréale, Reinertsen et Haftorn (1983) ont observé que la baisse de température corporelle apparaît avant même que l'animal ait atteint son niveau d'isolation maximal (ptiloérection et ajustement de posture). Comme le taux métabolique se stabilise à un niveau insuffisant pour maintenir l'équilibre thermique, le corps continue de se refroidir jusqu'à l'atteinte de cet équilibre. Par la suite, l'animal maintient sa température corporelle par des poussées spontanées de frissonnement. Il est à noter que ces observations vont dans le même sens que celles de Chaplin (1976) chez la mésange à tête noire, *Parus atricapillus*.

Il est clair que plus la température corporelle de l'animal se rapproche de la température ambiante, plus l'économie d'énergie est importante puisque les pertes de chaleur en sont minimisées (Reinertsen 1996). Cependant, il semble exister une température critique sous laquelle l'oiseau ne peut se permettre de descendre sous peine de ne pas être en mesure de se réchauffer en temps voulu (Reinertsen et Haftorn 1986). Si l'animal atteint ce seuil critique et que la température ambiante se refroidit davantage, il doit compenser ses pertes additionnelles de chaleur par une production endogène (Reinertsen 1996). Autrement dit, il doit augmenter sa consommation d'énergie tout en étant dans un état hypothermique. Ce phénomène explique d'ailleurs pourquoi le niveau d'économie des réserves est plus élevé à des températures ambiantes chaudes. Par exemple, pour une mésange boréale de 11,5g soumise à une température ambiante de 20°C, une baisse de température corporelle de 6°C représente une économie d'énergie de 35% comparativement à un état normothermique. À une température ambiante de 0°C, ce niveau d'hypothermie représente une économie de 15% et, finalement, à -20°C, l'économie d'énergie est de 10% (Reinertsen et Haftorn 1986). Il est donc important de comprendre que pour un niveau donné d'hypothermie, le gradient thermique ΔT augmente quand même avec la baisse de température ambiante. C'est donc dire que même si l'animal est en hypothermie, une réduction de température ambiante a pour conséquence une hausse des dépenses d'énergie, impliquées dans la thermorégulation, pour maintenir la stabilité thermique. Dans ces conditions, l'économie d'énergie diminue avec l'augmentation du gradient de température. Cependant, dans un environnement hostile une économie de 10% des réserves endogènes peut fort bien représenter la marge entre la vie et la mort chez un oiseau comme une mésange (Reinertsen et Haftorn 1986).

1.4.1 COÛT DE L'HYPOTHERMIE

L'utilisation de l'hypothermie facultative en conditions critiques est un moyen efficace d'économie des réserves endogènes (Chaplin 1974, 1976, Reinertsen et Haftorn 1983, 1986, Bartholomew *et al.* 1983). Cependant, plusieurs auteurs considèrent qu'un ralentissement métabolique entraîne forcément un allongement du temps de réaction face à la menace de prédation. Ce phénomène serait pris en considération par les animaux (Heller 1989, Reinertsen et Haftorn 1983, 1984, Grubb et Pravosudov 1994, Bednekoff *et al.* 1994). Par exemple, il semble que la mésange boréale régule son degré d'hypothermie à un niveau fixé par stricte

nécessité. En d'autres mots, elle maintient généralement sa température corporelle plus élevée que ce qu'elle peut se permettre en terme d'économie maximale (Reinertsen et Haftorn 1984). Également, il a été démontré que ni les pigeons ni les colibris ne saisissent la chance de réaliser le taux ultime d'économie des réserves par un degré d'hypothermie maximal en terme de masse corporelle et de durée de léthargie (Reinertsen 1996). De plus, selon Chaplin (1976), la mésange à tête noire conserve ses capacités de vol même lorsqu'elle se trouve près de sa limite inférieure de température corporelle. Ces faits semblent tous appuyer l'idée de la menace de prédation imposée par un ralentissement métabolique. Cependant, la profondeur d'hypothermie augmente avec le degré d'inanition (Reinertsen et Haftorn 1986) et avec la baisse de température ambiante (Reinertsen et Haftorn 1984). Aussi, il est bien possible que le degré d'hypothermie enregistré chez les passereaux soit, en fait, la résultante d'un compromis entre l'économie d'énergie et la menace de prédation. Dans ces conditions, on est porté à penser que les oiseaux vont utiliser ce mécanisme seulement dans les périodes où l'économie des réserves est indispensable à la survie (Reinertsen et Haftorn 1984, Grubb et Pravosudov 1994, Bednekoff *et al.* 1994). L'hypothermie ne devrait donc apparaître que dans les cas où ces animaux sont plus ou moins « forcés » à l'utiliser.

1.5 HYPOTHÈSES ET PRÉDICTIONS

Ces dernières années, il semble que l'on ait vu la gestion hivernale des réserves d'énergie de même que les implications de la hiérarchie sociale et l'hypothermie facultative comme étant des domaines plus ou moins séparés. Jusqu'à maintenant, peu de projets de recherche ont permis de faire le pont entre ces domaines spécifiques dans l'optique d'une compréhension globale et écologique de ces phénomènes (mais voir Caraco 1979). À la lumière des informations discutées ci-haut, il apparaît clair que, pour un oiseau de petite taille, le fait de vivre dans un groupe social durant l'hiver peut avoir des implications qui dépassent le cadre de notre compréhension si on limite le champ d'observation à un seul sujet comme, par exemple les relations dominants/subordonnés.

La figure 1 donne une vision globale des différents phénomènes pouvant avoir un effet dynamique sur les stratégies de gestion hivernales de l'énergie chez les passereaux dans un contexte social.

Toute cette argumentation découle du fait que l'on attribue à la dominance sociale une foule d'avantages s'exprimant sous de multiples formes, que ce soit au niveau du succès reproducteur (Ekman 1990) ou de la survie (Baker et Fox 1978, Kikkawa 1980, Ekman et Askenmo 1984, Piper et Wiley 1990, Koivula *et al.* 1994). Il apparaît que maintenir un rang hiérarchique élevé, et les avantages qui en découlent, résulte en un taux d'activité et d'agressivité supérieur induisant une dépense conséquente d'énergie qui est visible dans les mesures de TMR (Roskaft *et al.* 1986, Hogstad 1987). Cette sur-consommation d'énergie serait toutefois contrebalancée par le succès d'alimentation découlant justement de ce niveau d'activité (Hogstad 1989). Dans un environnement où la ressource alimentaire est un facteur limitant et où le niveau de compétition est élevé, on s'attend donc à enregistrer, dans les cas où les subordonnés ne sont pas en mesure d'accéder de façon efficace à la ressource, un gain de masse journalier plus important chez les individus dominants malgré leur taux élevé d'activité, (Witter et Swaddle 1995). Il se peut que cette dite ressource soit visitée de façon plus régulière par les dominants qui la monopolisent ou que ces derniers présentent tout simplement des périodes d'alimentation plus longues que les individus subordonnés. Dans un tel système, le niveau de déficit énergétique durant les périodes de froids extrêmes devrait donc varier en fonction du rang social des individus. Aussi, si l'utilisation de l'hypothermie est réellement fonction d'un compromis entre la menace de prédation et l'économie d'énergie (Reinertsen et Haftorn 1983), on devrait s'attendre à voir les individus subordonnés subir les stress énergétiques les plus importants et donc utiliser davantage cette stratégie durant les périodes de déficits énergétiques. C'est donc dire que les individus dominants devraient maintenir une température corporelle plus élevée durant la nuit et ainsi subir les pertes de masse les plus importantes relativement à leur taille. Par contre, dans un cas opposé où la ressource alimentaire est abondante et que le taux de compétition est moins élevé, on devrait s'attendre à voir apparaître le patron inverse. C'est-à-dire que les individus dominants, vivant dans un environnement beaucoup plus prévisible, ont la possibilité de maintenir au minimum la menace de prédation associée à la masse (Witter et Swaddle 1995). Dans ce cas, les subordonnés qui, eux, vivent dans un environnement beaucoup plus stochastique puisqu'ils n'ont pas la priorité, devraient accumuler plus de réserves

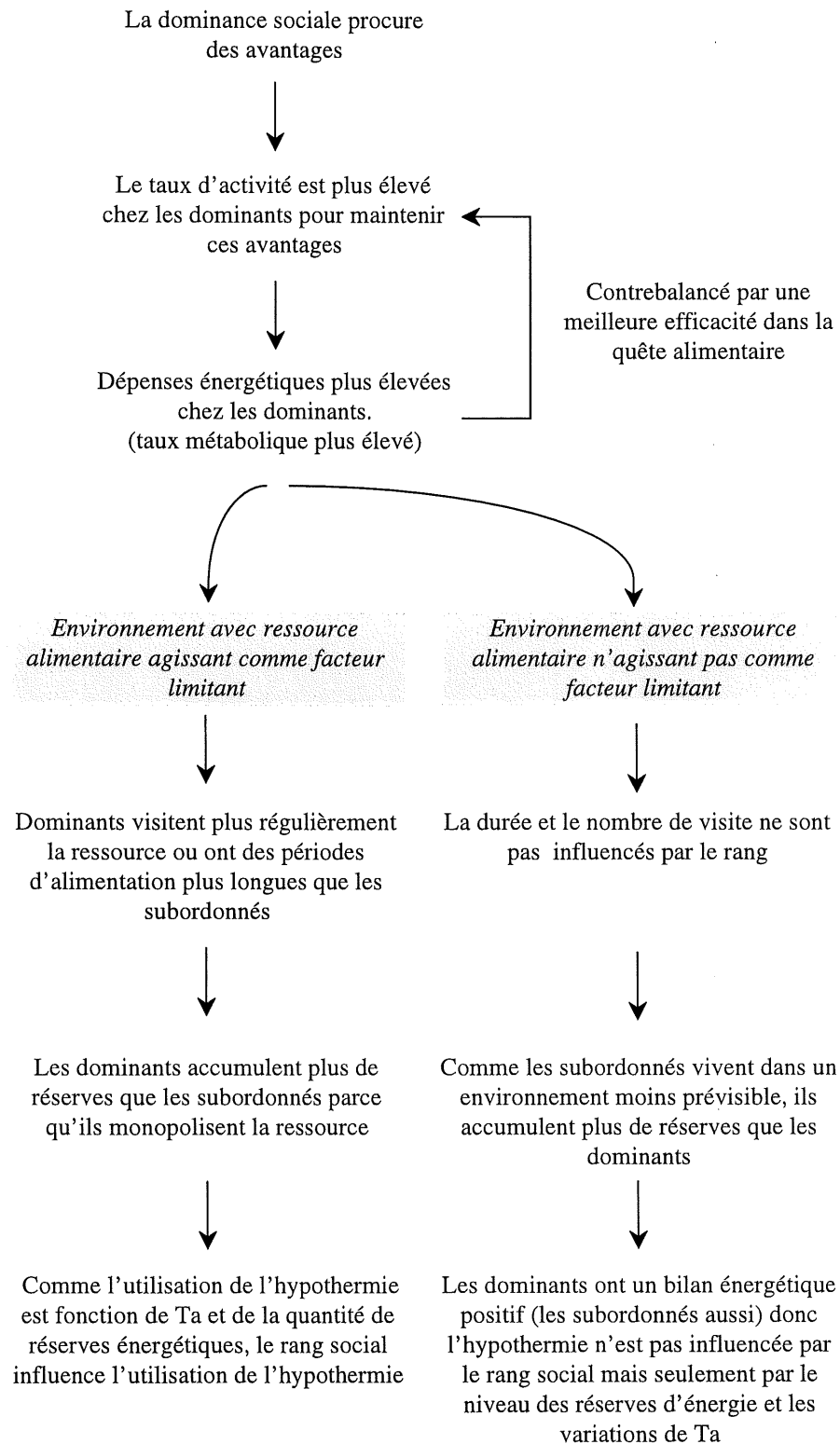


Figure 1: Facteurs environnementaux et sociaux pouvant affecter les stratégies de gestion de l'énergie chez les passereaux de petite taille corporelle.

énergétiques, en comparaison aux individus de rangs supérieurs, en prévision des périodes de non disponibilité de la ressource. Cependant, comme les oiseaux de rangs hiérarchiques supérieurs ont quand même un meilleur accès à la ressource, il est raisonnable de penser qu'ils puissent tout de même s'alimenter de façon à achever un bilan énergétique positif. Il est clair que dans de telles conditions, l'utilisation de l'hypothermie nocturne sera indépendante du rang social mais plutôt seulement influencée par le niveau des réserves endogènes d'énergie et les pertes de chaleur subies par les animaux.

L'objectif principal de la présente étude est d'explorer les stratégies hivernales de gestion de l'énergie chez les passereaux dans un contexte social. Suite aux suppositions énoncées plus haut, il est prévu de tester les prédictions suivantes:

- 1) Dans un groupe social de passereaux soumis à des conditions hivernales typiques, les individus dominants devraient démontrer un taux métabolique plus élevé que les individus subordonnés.
- 2) Dans un tel groupe, le rang de dominance devrait affecter l'accès à la ressource alimentaire et donc l'accumulation journalière des réserves endogènes d'énergie.
- 3) Dépendamment des conditions d'engraissement suivant le rang, l'utilisation de l'hypothermie facultative devrait être fonction au niveau d'accumulation des réserves des individus de même que de la température ambiante.

CHAPITRE 2

MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 MODÈLE D'ÉTUDE

Le modèle animal sélectionné dans le cadre de cette étude est le junco ardoisé. Le junco est un passereau de la famille des Emberizidae, de taille et de masse relativement petites, (longueur corporelle: 13-17cm; masse: 20g; Ketterson et Nolan 1978, Rising 1996). Son aire de répartition couvre la majeure partie des États-Unis et du Canada durant l'été, à l'exception des prairies. Son aire d'hivernage comprend le sud du Canada, l'ensemble des États-Unis et le nord du Mexique (Rising 1996). C'est une espèce connue, entre autres, pour sa migration différentielle en fonction des sexes, les femelles se distribuant plus au sud que les mâles sur l'aire d'hivernage (Ketterson et Nolan 1983), et pour son comportement social en hiver (Sabine 1955, 1956, Balph 1977), mais également parce qu'elle a fait l'objet de plusieurs études en écophysiologie (Swanson 1990a, 1990b, 1991a, 1991b, Bakken *et al.* 1991). Par exemple, on sait depuis longtemps que le junco est une espèce qui accumule des réserves endogènes sur une base saisonnière, c'est-à-dire qu'elle accumule significativement plus de lipides durant l'hiver (Helms *et al.* 1967, Bower et Helms 1967, Holmes 1976). Nolan et Ketterson (1983) ont d'ailleurs démontré un effet de la latitude sur l'accumulation des réserves, les individus du nord étant plus gras relativement à leur taille. Le fait que le sud du Québec soit à l'extrême nord de son aire d'hivernage suggère que les conditions environnementales pendant cette période sont à la limite de tolérance pour l'espèce dans cette région. On peut donc s'attendre à des réactions physiologiques amplifiées, donc beaucoup plus visibles, ce qui facilite leur étude dans le contexte du projet actuel. Pour toutes ces raisons, cette espèce représente le sujet idéal pour tester les prédictions mentionnées plus haut.

2.2 CAPTURE ET SITE D'ÉTUDE

L'ensemble des expérimentations s'est déroulé pendant les hivers 1996 (février à mars) et 1997 (décembre à mars) dans une volière située sur le campus de l'Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec (45°22'N; 71°55'O). Les animaux ont été capturés durant la migration automnale de 1996 et 1997 (octobre) à l'aide de filets japonais installés sur des terrains privés pourvus de sites d'alimentation. En 1996, en raison d'une forte mortalité par prédation au site de captivité, seulement 16 individus ont été utilisés pour l'ensemble des expérimentations. En 1997, en raison d'un faible achalandage aux sites d'alimentation, seulement 21 individus ont pu être étudiés.

Pour l'ensemble des captures, le sexe des oiseaux a été déterminé à partir des patrons de coloration du plumage de même que de la longueur d'aile suivant les critères de Pyle *et al.* (1987, Annexe 1). Comme il peut être très difficile de déterminer l'âge (à partir du niveau d'ossification du crâne, Pyle *et al.* 1987) chez cette espèce, ce critère n'a pas été considéré. En 1996, l'ensemble des individus a été sacrifié à la fin de l'étude pour dissection et détermination des sexes dans le but d'évaluer le niveau de fiabilité de la méthode de sexage. De même, en 1997, les individus morts de façon accidentelle ont également été disséqués pour ces raisons. Ces investigations ont permis d'établir un taux de succès de 82% dans les identifications du sexe à partir du plumage. Dix individus ont donc été remis en liberté à la fin de l'hiver 1997. Tout au long de l'étude, la longueur d'aile (en mm) a été utilisée comme critère de taille corporelle. Dans le but de reconnaître les individus, tous les oiseaux ont été bagués avec des anneaux de couleur choisis au hasard.

2.3 VOLIÈRE EXPÉRIMENTALE

Pendant les deux années d'expérimentation, les oiseaux ont été gardés captifs en conditions semi-contrôlées dans une volière expérimentale (figure 2). L'environnement immédiat des oiseaux variait en fonction des conditions environnementales extérieures. L'ouverture et la fermeture des lumières étaient réglées pour suivre la photopériode prévalant à cette saison. Un système de ventilation permettait d'assurer un renouvellement d'air continu de façon à obtenir une température ambiante se rapprochant le plus possible de celle de l'air extérieur (5°C de différence). La volière était munie de deux cages d'expérimentation (1,2m x 1,5m x 3m) et

d'une réserve (0,6m x 3m x 3m) permettant de garder les individus n'étant pas inclus dans les expériences. Une quatrième pièce servait de chambre d'observation. Via une fenêtre unidirectionnelle, elle donnait un accès visuel aux deux cages expérimentales sans permettre aux oiseaux de détecter la présence d'observateurs. La nourriture (mélange de graines commercial additionné de millet rouge, de colza et de vitamines; PRIME Hagen inc. Montréal, Qc.) était fournie ad libitum et tous les oiseaux avaient accès à de l'eau courante en tout temps. Un seul point d'alimentation était disponible par cage, soit une petite mangeoire (ouverture: 1,8cm par 2,3cm) conçue pour se raccorder au goulot d'une bouteille de boisson gazeuse. La petite surface de cette mangeoire a l'avantage de stimuler les interactions au site d'alimentation. Les deux cages de même que la réserve étaient munies d'arbres naturels fixés au mur de façon à fournir suffisamment de perchoirs pour tous. Le sol était recouvert de copeaux de bois, permettant un nettoyage régulier. Les oiseaux des deux cages étaient en isolement visuel mais chaque groupe restait en contact auditif avec le groupe de la cage voisine. La volière était également équipée d'un thermomètre électronique (Hobo data logger, Onset Instruments Corp. MA. USA) qui avait pour fonction d'enregistrer la température ambiante (T_a) ($\pm 0,5^\circ$) aux douze minutes pendant toutes les sessions expérimentales.

2.4 EXPÉRIMENTATION

Deux types d'expérimentation se sont déroulées en alternance. La première, ayant lieu en volière, visait à déterminer l'effet du rang social sur l'accès à la ressource, l'accumulation des réserves endogènes et ultimement l'utilisation de l'hypothermie contrôlée. La deuxième visait à évaluer l'effet du rang social sur le taux métabolique au repos (TMR) et se déroulait à la fois en volière et en laboratoire. La figure 3 démontre de façon schématique l'organisation des sessions d'expérimentation.

2.4.1 EFFET DU RANG SOCIAL SUR LES VARIATIONS DE MASSE ET L'UTILISATION DE L'HYPOTHERMIE

Dans le but d'étudier l'effet du rang social sur l'accès à la nourriture, les variations de masse corporelles et l'utilisation d'hypothermie nocturne, dix-sept expériences ont été réalisées dont six

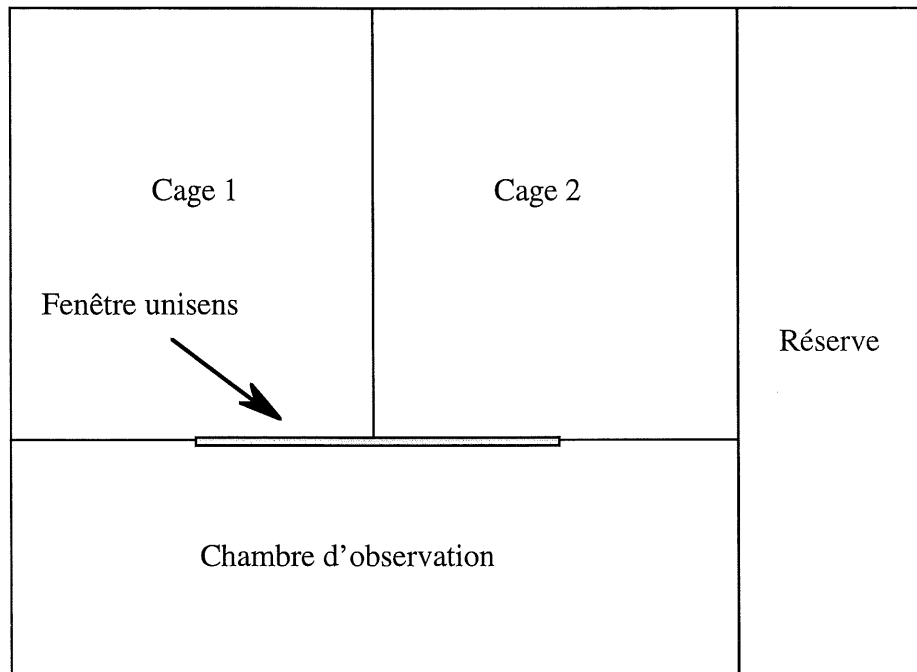


Figure 2: Vue schématisée de la volière expérimentale.

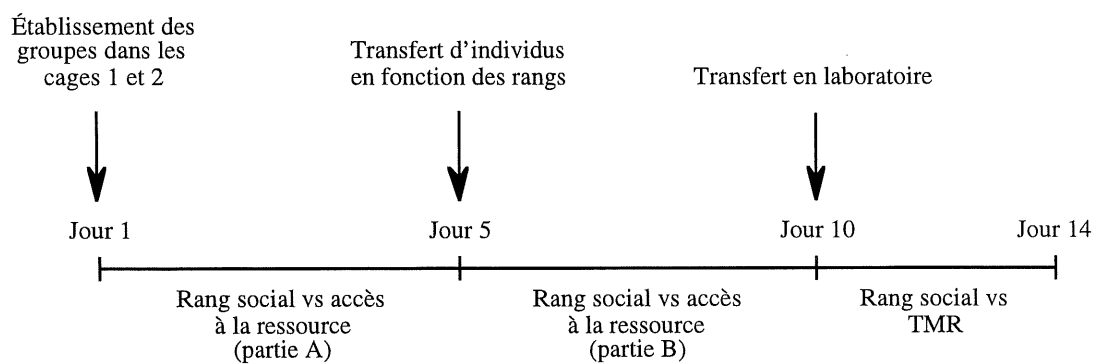


Figure 3: Sessions d'expérimentation démontrant l'alternance entre les parties en volière et celles en laboratoire. Les parties A et B font références aux périodes précédant et suivant le transfert d'individus entre les deux cages.

en 1996 et onze en 1997. La première année, une partie de l'expérimentation s'est déroulée sur des périodes de durée variable. Cependant, en 1997, pour fin de comparaisons statistiques, la durée des expériences a été fixée à cinq jours. Pour chaque partie d'expérience, deux groupes de quatre individus ont été suivis simultanément (dans les cages 1 et 2).

Avant le début des expériences, tous les oiseaux étaient mis en commun dans la réserve. Pour chaque série expérimentale, les groupes étaient formés la veille du jour 1 après la fermeture des lumières de façon à minimiser le stress des manipulations. Huit individus étaient sélectionnés puis capturés dans la réserve et introduits dans les cages. Vu la petite quantité d'oiseaux disponible à chaque année, il a été nécessaire d'utiliser certains individus dans plus d'une série expérimentale. Pour les premières expériences, la sélection des individus était faite au hasard indépendamment des sexes. Par la suite, la sélection était faite parmi les oiseaux n'ayant pas encore été utilisés ou ceux pour qui une longue période s'était écoulée depuis leur dernière utilisation. Si un individu devait être utilisé pour deux expériences consécutives, il était transféré de cage afin d'éviter l'effet de priorité observé par Cristol *et al.* (1990) chez cette espèce. Pour chaque oiseau sélectionné, un radio-émetteur thermosensible (modèle BD-1T; Holohil Systems Inc. 1,0g) était collé sur la peau dans la région inter-scapulaire avec de la colle chirurgicale (Skinbond, Smith & Nephew United Inc.). Cet appareil avait pour fonction l'enregistrement de la température corporelle (T_c). Chaque oiseau était également muni d'une puce électronique fixée à même le radio-émetteur (RID; Radio Identification Device, Datamars S.A. 10mg) qui permettait l'identification individuelle lors des visites au site d'alimentation.

Pendant les cinq premiers jours (constituant la partie A d'une expérience, figure 3), le rang social, le nombre et la durée de visites aux mangeoires de même que la température corporelle et les variations de masse de chaque individu étaient enregistrés. Au jour 5, après la fermeture des lumières, un transfert d'individus entre cages était réalisé. Les oiseaux dominants (rangs 1 et 2) des deux cages étaient mis en commun dans la cage 1 et les oiseaux subordonnés des deux cages (rang 3 et 4) étaient transférés dans la cage 2. Le but de cette manœuvre était de recombinaison les groupes et d'augmenter la taille échantillon. Les cinq jours suivant (constituant la partie B d'une expérience, figure 3) les paramètres mentionnés ci-haut étaient échantillonnés sur les groupes nouvellement formés.

Les informations relatives à l'utilisation de la ressource alimentaire et aux variations de masse ont été obtenues à partir d'un montage expérimental placé dans chacune des cages (figure 4). Il s'agit d'un perchoir installé sur une tige qui est collée sur le plateau d'une balance électronique (Sartorius modèle L2200P, cage 1 et Ohaus modèle CT600, cage 2) (figure 4). Ce perchoir faisait face à une mangeoire et était monté sur un micro-interrupteur ayant pour fonction d'activer le lecteur de puces électroniques RID (Datamars R-PO 6300). L'antenne circulaire (8cm de diamètre interne) du lecteur RID était fixée au-dessus de la surface d'alimentation de façon à ce que chaque oiseau soit forcé de se passer la tête à l'intérieur pour manger. Ainsi, la micro-puce se retrouvait dans le rayon de détection de l'appareil. Avec ce système, l'oiseau activait sa propre détection lorsqu'il se perchait pour manger. Chaque puce détectée voyait ainsi son code de même que l'heure de sa détection enregistrés par le lecteur. Les deux balances étaient montées sur une plaque chauffante (Thermolyne modèle HP-11415B) pour stabiliser la température des circuits électroniques. Elles étaient disposées dans un bac grillagé permettant d'isoler les graines tombées et ainsi forcer les oiseaux à s'alimenter exclusivement à la mangeoire. Pour les deux montages, la balance était reliée à un ordinateur ayant pour fonction de saisir les données de masse. Un logiciel BASIC permettait de trier l'information reçue et de n'enregistrer les données, à raison de 6 mesures par seconde, que lorsque la différence de masse entre deux mesures consécutives dépassait 0,3g.

Les radio-émetteurs fonctionnaient sur des fréquences individuelles entre 173 et 174 Mhz. Ils étaient préalablement calibrés par immersion dans un bain d'eau de température variant entre 20°C et 45°C. Ainsi, la relation entre la durée des intervalles de pulsations et la température de l'émetteur a pu être établie avec une précision de $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$. Durant les expériences, la température corporelle des oiseaux était enregistrée par un récepteur radio informatisé (modèle SRX 400, LOTEK engineering Inc.) qui balayait les différentes fréquences des émetteurs à intervalles de temps réguliers (voir tableau 1). Ce récepteur enregistrait la température de chaque émetteur en se référant à la courbe de calibration déjà stockée en mémoire. Grâce à cette technique, il a été possible de tracer le profil thermique de presque tous les individus pour la durée complète des expériences.

Pour toutes les expériences, le rang social des individus a été obtenu à partir d'observations des interactions agressives. Chaque jour, deux observateurs (un par cage) notaient, pendant une heure, toutes les interactions agonistiques impliquant le déplacement d'un individu donné par un

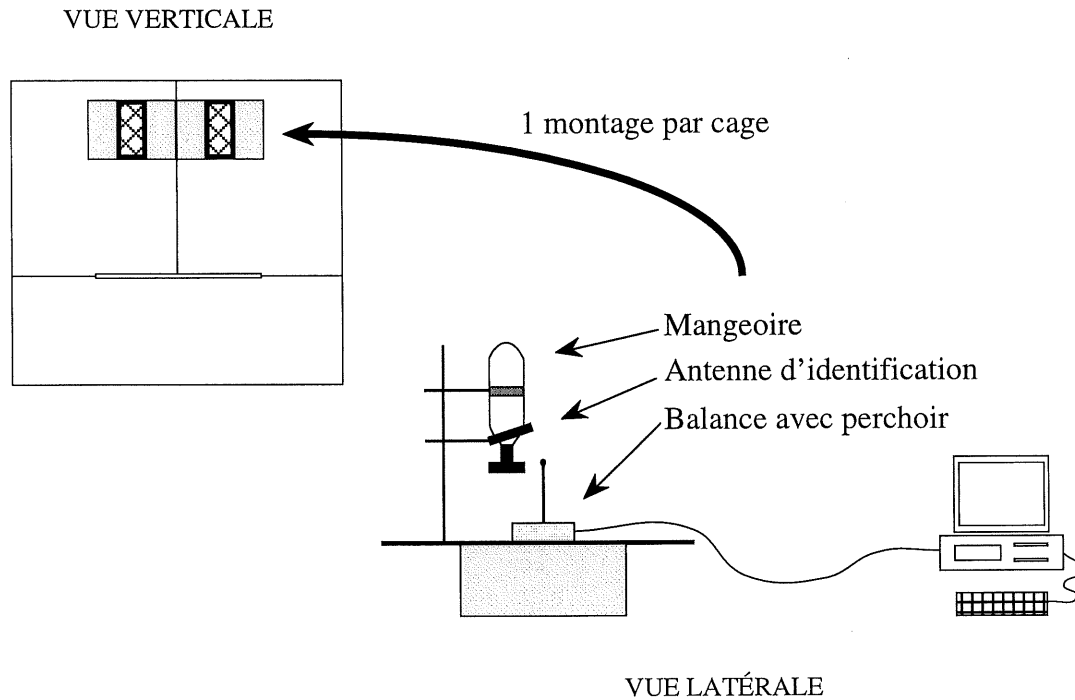


Figure 4: Vue schématisée du montage expérimental utilisé pour la collecte des données de masse et de visites. Il est à noter que le collecteur à graines de même que la boîte contenant la balance ont été omis sur cette image afin de simplifier le schéma.

autre au site d'alimentation. Dans le but de standardiser la mesure, seulement les interactions observées sur la surface grillagée du collecteur à graines (0,58m x 0,42m) ont été retenues. Les données ont, par la suite, été reportées dans une matrice de dominance visant à réduire la quantité d'observations sous la diagonale et permettant d'établir l'ordre hiérarchique des individus (Martin et Bateson 1993). Pour chaque groupe étudié, le niveau de linéarité a été évalué avec l'indice h de Landau. Cet indice varie entre 0 (aucune linéarité) et 1 (hiérarchie

parfaitement linéaire) (Martin et Bateson 1993). La linéarité d'un ordre hiérarchique ne peut être démontrée de façon statistique que pour les groupes de six individus ou plus (Appleby 1983). Cependant, si des observations répétées, pour un groupe donné, indiquent toujours le même ordre, les résultats sont considérés comme étant beaucoup plus fiables (Martin et Bateson 1993). Dans le but d'évaluer le niveau de stabilité de la hiérarchie, le rang de dominance et l'indice de

Tableau 1: Durée des séries expérimentales réalisées en 1996 et 1997 et type de données enregistrées.

Expérience	Durée (jours)	Masse et visites	Température corporelle (T _c)	Intervalle d'enregistrement température corporelle (minutes)
1A	5	Non**	Oui	5
1B	5	Non**	Oui	5
2A	5	Non**	Oui	10
2B	12	Non**	Oui	10
3A	5	Non**	Non**	10
3B	6	Non**	Non**	10
4*	10	Non***	Oui	5
5A	5	Oui	Oui	5
5B	5	Oui	Oui	5
6A	5	Oui	Oui	5
6B	5	Oui	Oui	5
7A	5	Oui	Non	-
7B	5	Oui	Non	-
8A	5	Oui	Oui	5
8B	5	Oui	Oui	5
9A	5	Oui	Non	-
9B	5	Oui	Non	-

* Plusieurs problèmes techniques sont apparus au cours de l'expérience 4. Aussi, aucun transfert d'individus n'a été réalisé. Donc cette expérience n'a pas de partie A ou B.

** Des données ont été recueillies mais en raison de leur mauvaise qualité, elles ont été rejetées pour l'analyse.

*** L'expérience 4 est la première de la série d'expérience de 1997. Le système de collecte de données était inefficace et cette section de résultats a été rejetée.

Landau ont été calculés et comparés pour chaque journée d'observation. En 1996, les données étaient récoltées à raison de deux sessions par jour. Une le matin, durant l'heure suivant l'ouverture des lumières, ce qui correspond au pic d'activité matinal chez le junco (Balph 1977), et une autre durant l'heure avant la fermeture des lumières. Les données de 1996 ont permis de constater que le rang social était très stable au cours d'une journée et même pour la durée complète de chaque expérience (aucun changement n'a été enregistré pour toutes les expériences). Comme les observations matinales étaient suffisantes pour déterminer de façon fiable le rang hiérarchique, la période d'observation du soir a été éliminée pour l'année 1997.

2.4.1.1 TRAITEMENT DES DONNÉES BRUTES

2.4.1.1.1 VARIATIONS DE MASSE

Le système utilisé pour mesurer les variations de masse et le patron de visites aux mangeoires créait deux types de fichier informatique indépendant. Le premier contenait les données relatives à l'identité des individus de même que l'heure exacte de leur visite. Le deuxième contenait les données de masse pour chaque visite mais aucune information quant à l'identité des individus pesés. Pour combiner les deux fichiers, un programme macro (Annexe 2) fonctionnant avec EXCEL (Microsoft Corp.) a été créé. Il avait pour fonction d'associer l'identité et la masse des individus en fonction de l'heure de visite.

Pour un fichier de masse donné, la visite d'un oiseau correspondait, sur une courbe de masse en fonction du temps, à une augmentation rapide de la masse (arrivée de l'oiseau sur le perchoir), une période de stabilité (alimentation), et une chute de la masse se stabilisant aux alentours de zéro (départ de l'oiseau). Dans le but d'extraire les masses corporelles de ces données, un deuxième programme macro a été conçu (Annexe 2). Cette macro avait pour fonction de remonter la colonne de données dans le temps, de détecter les plateaux (correspondant à une période d'alimentation) et de calculer une moyenne de la masse durant cette période de stabilité. Elle permettait également d'obtenir certaines statistiques pour chaque mesure (n, écart type,

coefficient de variation, etc.) de même que l'heure d'arrivée, la durée d'une visite et l'heure de départ de l'oiseau.

Dans le but de valider cette technique, une expérience visant à mesurer la précision du système de mesures de masse corporelle a été réalisée en 1997. Pendant cinq jours, (du 22 au 26 mars) deux groupes de quatre oiseaux ont été suivis (un groupe par cage). Chaque oiseau portait une micro-puce d'identification collée directement sur la peau. Le système de mesure fonctionnait normalement et les données ont été récoltées durant toute la période. Chaque jour, tous les oiseaux étaient capturés et pesés (précision de 0,01g) cinq fois à raison de trois heures d'intervalle entre les sessions de captures (6h30, 9h30, 12h30, 15h30, 18h30). Dans l'intention de confirmer la justesse des mesures et d'évaluer le niveau de variation imputable au système, une autre expérience a été réalisée avec des poids inertes. Cinq poids différents ont été utilisés (5g, 10g, 20g, 30g). Ces poids, munis de crochets, étaient déposés à tour de rôle sur le perchoir du système. Cette étape a été répétée vingt fois sans remettre les balances à zéro. Par la suite, les données de masses calculées avec le logiciel macro (seulement celles enregistrées dans les 15 minutes précédant la capture) et les masses réelles des individus ont été comparées. De même, la comparaison masse calculée et masse réelle a été réalisée avec les données de masses inertes.

2.4.1.1.2 TEMPÉRATURES CORPORELLES ET RANG SOCIAL

Les émetteurs thermosensibles étaient collés directement sur la peau des oiseaux et ainsi isolés par le plumage. Cependant, un effet de la température ambiante sur la mesure de la température corporelle a été remarqué. L'amplitude de cet effet variait entre les individus puisqu'il était impossible d'installer les émetteurs de façon parfaitement standardisée. Il a donc été nécessaire de corriger mathématiquement les données pour éliminer l'effet confondant. Puisque, la température cloacale chez le junco reste stable à 42°C durant la période d'activité (Stuebe et Ketterson 1982), un facteur de correction a pu être établi afin de ramener la température corporelle mesurée par l'émetteur à 42°C à partir de la relation suivante:

$$\frac{42^{\circ}\text{C}}{\bar{x} * T_{e_i}} = F_{c_i}$$

ou FC_i est le facteur de correction pour le jour i et Te_i est la température enregistrée par l'émetteur durant le jour i . En calculant ce facteur pour chaque individu et chaque jour de mesure et en l'appliquant au jour et à la nuit suivante (jour _{i} et nuit _{i}), le biais introduit par les variations de la température ambiante a été éliminé.

La figure 5 démontre un exemple typique de courbe corrigée de température corporelle pour deux individus sur 48h de même que la température ambiante pour la même période. Pour pouvoir quantifier les patrons de température corporelle et d'utilisation de l'hypothermie, cinq variables ont été extraites de ces données (représentées par les lettres A à E). La *dépression moyenne de température corporelle* (A) est la différence entre la moyenne des T_c de jour et de nuit pour une nuit donnée. Elle représente donc la profondeur moyenne d'hypothermie pour cette dite nuit. L'*écart type de la moyenne de la température corporelle de nuit* (B) est un indicateur de la variation de T_c nocturne. Durant une phase d'hypothermie, l'animal se réchauffe régulièrement pour des périodes de durée variable. Ces réchauffements se traduisent par un plateau nocturne de T_c . Ainsi, le meilleur moyen de quantifier cette variation est d'utiliser l'écart type de la T_c de nuit. Le *décalage entre la fermeture des lumières et la température minimale atteinte* (C) est un indice de « l'empressement » à entrer en hypothermie. Il permet, par exemple, de détecter si un individu se refroidit systématiquement plus tôt que les autres. La *dépression maximale de température corporelle atteinte* (D) permet de sonder jusqu'à quel niveau l'animal se laisse refroidir pour une nuit donnée. Finalement, l'*heure d'atteinte de la température corporelle de jour* (E) est l'heure de la première température enregistrée, pour un individu donné, qui entre dans l'écart type de la moyenne de T_c du jour suivant. Elle permet, donc, de quantifier la « rapidité » à sortir d'une phase d'hypothermie.

2.4.2 Effet du RANG SOCIAL SUR LE MÉTABOLISME AU REPOS

Ce deuxième volet d'expérience, réalisé en 1997, avait pour objectif principal d'explorer les effets du rang social sur le taux métabolique au repos. En tout, cinq séries d'expériences ont été conduites.

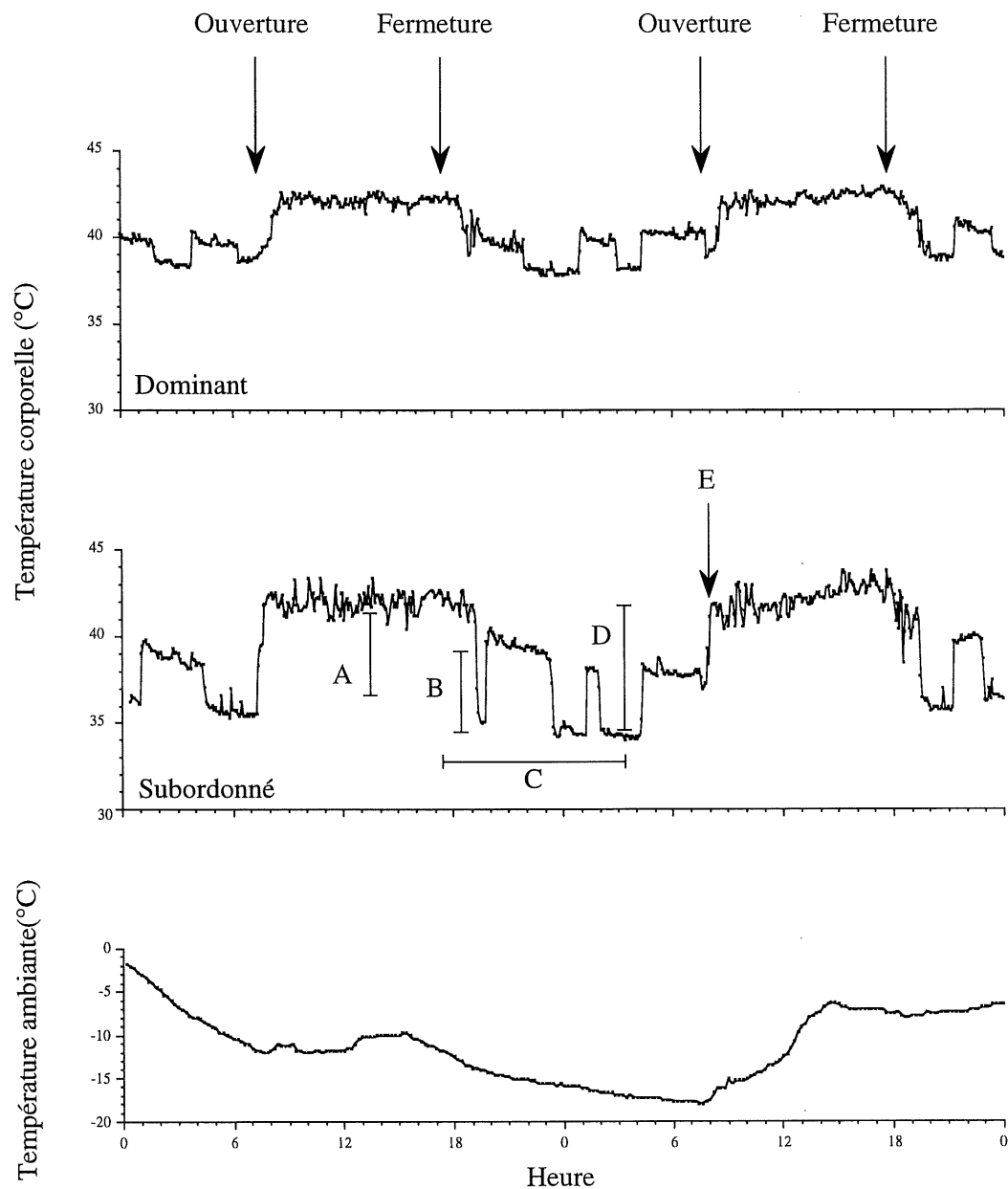


Figure 5: Exemple de patron de température corporelle (Tc) pour un individu dominant et un individu subordonné de même que la température ambiante (Ta) correspondante enregistrée en 48 heures. L'ouverture et la fermeture des lumières sont indiquées. Les lettres majuscules représentent les variables extraites pour le traitement et l'analyse. A = Dépression moyenne de Tc(profondeur d'hypothermie), B = Écart type de la moyenne de la Tc de nuit (indicateur de la variation de nuit), C = Décalage entre la fermeture des lumières et la température minimale atteinte, D = Dépression maximale de Tc atteinte, E = Heure d'atteinte de la Tc de jour

Pour déterminer si le TMR était corrélé avec le rang social, les mesures de métabolisme ont été réalisées sur des individus de rangs connus. Durant les quatre jours suivant la partie B d'une expérience, et à raison de deux séries de mesures par jour (une le matin et une l'après-midi), les individus (un seul à la fois) étaient capturés dans la volière et transférés en laboratoire (figure 3). Seulement les rangs extrêmes ont été explorés, c'est-à-dire le rang 1 (le plus dominant) et le rang 4 (le plus subordonné). Chaque jour, un seul individu par cage était sélectionné pour éviter de perturber l'environnement auquel les animaux étaient habitués. Les oiseaux étaient déposés dans une chambre métabolique en acrylique d'un volume de 2,3L et les mesures étaient enregistrées après une période d'acclimatation d'une heure. Pour chaque animal étudié, deux mesures de métabolisme ont été réalisées à 2 jours d'intervalle. Dans le but d'éviter un effet confondant de la période du jour, chaque oiseau a été utilisé une fois le matin (entre 9h et 12h) et une fois l'après-midi (12h et 14h). Pour chaque session expérimentale, la chambre métabolique recevait un débit d'air de 500ml/min contrôlé par un débitmètre de masse (Brookes Instruments Ltd, Modèle 5850). Cet air était préalablement asséché en utilisant du Dryrite et le CO₂ en était extrait avec de l'Ascarite. À la sortie de la chambre métabolique l'air était, à nouveau, asséché et purgé de son gaz carbonique avant de passer dans l'analyseur d'oxygène. L'appareillage a été calibré en fonction de l'air ambiant avant chaque section d'expérience. La consommation d'oxygène a été mesurée en utilisant un analyseur d'oxygène Ametek S-3A/I (Applied Electrochemistry, Inc.) à partir d'un système à circuit ouvert. Toutes les mesures ont été réalisées dans le noir à une température ambiante de -10°C, ce qui correspond à une température hivernale typique pour la région. Les calculs de métabolisme ont été réalisés en suivant l'équation 4a de Withers (1977) et seulement les périodes de stabilité d'une durée d'au minimum 10 minutes ont été utilisées dans ces calculs. La masse des oiseaux (précision de 0,01g) a été mesurée avant et après chaque séance et la moyenne a été utilisée dans le calcul de métabolisme. Deux séries de mesures sur cinq concernaient des oiseaux portant toujours leurs émetteurs. Dans ces conditions, la masse réelle de l'oiseau a été calculée en soustrayant la masse initiale de l'émetteur préalablement mesuré. Il est à noter que pour ces deux cas, la charge imposée risque d'influencer le taux métabolique des individus. Cependant, comme cette charge est sensiblement la même pour tous, son effet devrait être minime sur la relation dominance/métabolisme.

Les données de métabolisme présentées dans la section RÉSULTATS réfèrent à des moyennes. Comme ces moyennes, pour chaque individu, ne sont calculées qu'à partir de deux mesures, il se peut que la variation intra-individuelle dans le métabolisme soit suffisamment importante pour

masquer un éventuel effet du rang social, particulièrement si ce dernier est faible. Aussi, afin de valider la méthode d'analyse, une deuxième série de mesures a été réalisée en parallèle avec les expériences en volière. Trois sessions de respirométrie d'une durée de huit jours ont été réalisées. Onze individus ont été utilisés afin d'établir le niveau de répétabilité dans les mesures de TMR. En se basant sur le protocole ci-haut mentionné, chaque oiseau a été étudié à quatre reprises suivant un intervalle de deux jours. Aucun individu ne portait d'émetteurs dans cette section d'analyse.

2.5 ANALYSES ET PROBLÈMES STATISTIQUES

L'ensemble des analyses a été réalisé grâce aux logiciels suivants: Jump (SAS Institute) pour la normalité des données, SuperAnova (Abacus Concepts Inc.) pour les analyses de variances et StatView (Abacus Concepts Inc.) pour les régressions et corrélations de même que pour les analyses non-paramétriques. Dans certains cas, les données ont été normalisées par transformation mathématique et des analyses non-paramétriques ont été effectuées dans les cas où ces transformations ne permettaient pas de rencontrer les conditions de base de certains tests. Pour plusieurs analyses, les moyennes sont réalisées sur des données déjà calculées en moyennes. Les résultats sont donc présentés en moyenne \pm erreur type, à moins d'avis contraire. Pour les modèles d'ANOVA, afin de gagner des degrés de liberté, les interactions sont conservées seulement dans les cas où elles ressortent significatives.

2.5.1 VARIABLES

Dans le cadre de cette étude une quantité importante de variables a été traitée. Plusieurs de ces variables portent des noms qui alourdissent le texte. Dans le but d'en faciliter la lecture, des abréviations ont été utilisées, particulièrement pour les variables transformées. Cependant, dans la mesure du possible, les noms complets sont favorisés. Le tableau 2 présente ces variables de même que les abréviations qui y sont associées.

Tableau 2: Noms des variables et abréviations associées

Variable	Abréviation
Température ambiante moyenne le jour	$T_{a \text{ jour}}$
Température ambiante moyenne la nuit	$T_{a \text{ nuit}}$
Température ambiante moyenne la nuit précédente	$T_{a \text{ npc}}$
Gain de masse relatif moyen	GRM
Gain de masse relatif moyen le jour précédent	GRM_{prec}
Gain de masse relatif moyen le jour suivant	GRM_{suiv}
Perte de masse relative moyenne	PRM
Perte de masse relative moyenne la nuit précédente	PRM_{prec}
Nombre moyen de visites aux mangeoires par jour	NVT
Durée moyenne de visites aux mangeoires	DVT
Durée totale moyenne de visites aux mangeoires	DTT
Taux de métabolisme basal (mL O ₂ /g/h)	TMB
Taux de métabolisme au repos (mL O ₂ /g/h)	TMR
Température corporelle moyenne	T_c
Dépression moyenne de température corporelle	ΔT_c
Dépression moyenne maximale de température corporelle	$\Delta T_{c \text{ min}}$

2.5.2 VARIATIONS DE MASSE, VISITES AUX MANGEOIRES ET RANG SOCIAL

Il est à noter que les données de masses et de visites aux mangeoires pour l'année 1996 ont été abandonnées en raison de leur mauvaise qualité résultant de problèmes techniques encourus durant cette période (voir tableau 1).

Pour l'analyse des données de visites de 1997, deux éléments sont à prendre en considération. Premièrement, les expériences se sont étalées des mois de janvier à mars. Ceci a permis

d'optimiser la récolte de données en couvrant une plus grande étendue de températures ambiantes. Cependant, ce système implique des conditions différentes d'une expérience à l'autre. Les températures ambiantes moyennes différaient entre les expériences tout comme la photopériode (voir section résultats). Aussi pour certaines analyses, la variable EXPÉRIENCE a été considérée dans les modèles d'ANOVA, comme indice de la variation des conditions ambiantes, afin d'explorer l'effet des autres variables en contrôlant ce paramètre. Deuxièmement, le système de pesée et d'identification a défailli à plusieurs reprises. Trois éléments sont à la base de ce problème. Plus d'une fois, le lecteur de micro-puces s'est éteint de façon spontanée et relativement alléatoire (durant les expériences 5, 6 et une partie de 7). Pour certaines journées, les disquettes d'enregistrement des données de masses se sont avérées saturées avant la ronde journalière des expérimentateurs et finalement, certains oiseaux ont perdu leurs émetteurs/puces avant la fin de l'expérimentation, ce qui a rendu les données de masses et de visites non-identifiables. Ces conditions ont entraîné la perte d'une partie des données pour chaque journée où ces problèmes sont apparus. Pour pallier à cette difficulté, dans le cas des analyses relatives aux variations de masse, toutes les journées où une perte de données a été notée soit dans l'heure suivant l'ouverture des lumières (correspondant à la masse matinale) ou dans l'heure précédent leur fermeture (correspondant à la masse finale) ont été éliminées. Aussi, afin de s'assurer d'obtenir des données de visites aux mangeoires fiables, seulement les jours où plus de 70% des visites étaient identifiées, ont été considérés dans les analyses.

Cette procédure a entraîné un problème de pseudoréplication pour les données de masse. Puisque le système s'est avéré de plus en plus efficace avec le temps, le nombre de jours conservés par expérience s'est accru en passant de 2 pour l'expérience 5A à 5 (ce qui est le maximum) pour l'expérience 9B. Dans ces conditions, la taille échantillon était inégale entre les expériences. Ce problème a aussi entraîné comme conséquence qu'un individu suivi au cours de l'expérience 5A ne pouvait fournir des données que pendant deux jours comparativement à 5 jours pour un individu de l'expérience 9B. La taille échantillon était donc variable en fonction de l'expérience et les individus des dernières expériences se sont retrouvés sur-représentés dans l'échantillon. D'après Machlis et al. (1985), utiliser un pseudoréplicat dans une analyse statistique augmente substantiellement la probabilité de rejeter une hypothèse nulle alors qu'elle est vraie. Pour éviter cet inconvénient statistique, les données ont été regroupées en moyenne par individu par expérience. Ainsi, chaque rang étudié est représenté deux fois (cages 1 et 2) par expérience et l'expérience devient l'unité de réplicat.

Pour ce qui est des données de visites aux mangeoires, cette transformation n'a pas été réalisée. La taille de l'échantillon ayant déjà été fortement réduite, le regroupement des données par expérience n'était pas possible. Il est cependant à noter qu'en moyenne une journée complète par expérience a pu être obtenue, c'est-à-dire, une journée où les données de visites aux mangeoires sont complètes pour tous les individus d'un groupe.

Un autre problème de pseudoréplication est apparu avec la réutilisation de certains individus dans plus d'une expérience. Puisque tous les individus n'ont pas servi le même nombre de fois, certains d'entre eux se sont ainsi, encore une fois, retrouvés sur-représentés dans l'échantillon. La meilleure façon de pallier à ce problème serait probablement d'utiliser un modèle d'ANOVA à mesures répétées, en considérant l'expérience comme élément de répétition. Cependant, cette approche n'est pas réalisable puisque tous les individus n'ont pas servi le même nombre de fois (même nombre de répétitions) et surtout parce que dans chaque cas, l'animal était dans des conditions très différentes (T_a et photopériode différentes, groupe différent, rang social différent, etc.). D'ailleurs, ce dernier élément, ajouté au fait que chaque session d'expérience était séparée par au moins cinq jours, porte à considérer chaque mesure par expérience impliquant un individu donné comme indépendante. Ce problème n'a donc pas été considéré.

2.5.3 RANG SOCIAL ET TEMPÉRATURE CORPORELLE

Les analyses visant à explorer l'effet du rang hiérarchique sur les variables associées à la température corporelle ont été réalisées à partir d'ANOVA à mesures répétées. Comme la majorité des variables traitées ne suivaient pas une distribution normale, des transformations mathématiques ont permis d'atteindre les conditions de base de ce test. Cependant, ces transformations se sont avérées inefficaces pour deux variables temporelles (décalage entre la fermeture des lumières et la température minimale atteinte et heure de première T_c de jour, C et E sur la figure 5). D'après Conover et Iman (1981), l'utilisation d'un test paramétrique sur des données transformées en rang permet de se servir des tests conventionnels comme outil non-paramétrique, par exemple lorsqu'il n'existe pas de procédures non-paramétriques appropriées. Les deux variables mentionnées plus haut ont donc été transformées suivant la méthode RT-1 de

Conover et Iman (1981). Par la suite, un test standard d'ANOVA à mesures répétées a été utilisé pour traiter ces variables.

Pour toute analyse à mesures répétées, il existe une variable temporelle qui est testée en interaction avec les différents facteurs du modèle dans le but de mettre en évidence un effet du temps dans la répétition. Dans le cas présent, cette variable est le JOUR (répétition des mesures sur cinq jours et quatre nuits). Il est à noter que la variable JOUR de même que l'interaction JOUR*EXPÉRIENCE est apparue significative dans presque tous les cas. Cependant, cet effet est considéré comme étant le reflet de l'environnement variable dans lequel les oiseaux ont évolués (température ambiante, photopériode) et aucun facteur d'intérêt biologique n'a présenté d'interaction significative avec la variable jour. Aussi dans le but d'alléger la présentation et la compréhension des résultats, seulement les variables d'intérêt biologique ont été conservées dans le tableau de résultats (tableau 6).

Il est à noter que les données provenant de la session expérimentale 3 (expériences 3A et 3B) ont été supprimées en raison d'un trop grand nombre de valeurs manquantes.

2.5.4 TEMPÉRATURE AMBIANTE, VARIATIONS DE MASSE ET HYPOTHERMIE

Certaines variables de la section *Variation de masses, visites aux mangeoires et rang social* qui avaient été utilisées sous forme de moyenne pour éliminer un problème de pseudoréplication sont ici traitées dans leur intégralité. Parce que la présente section vise à identifier les effets de la température ambiante sur les patrons d'hypothermie et de masse corporelle, il serait inadéquat d'utiliser des données moyennes sur 2 à 5 jours qui dilueraient grandement la variation de température ambiante. Aussi certaines variables transformées pour la normalité dans la section précédente apparaissent non-transformées dans la présente section. Dans la mesure du possible, les analyses de cette section ont été effectuées sur des données normalisées. Cependant, certaines variables ne se rangent pas sous une distribution normale même après transformation. Aussi, pour les régressions et l'extraction des résidus, ces variables ont été utilisées non-transformées en assumant que la violation des prémisses de base n'aura ici qu'un faible effet vu

la robustesse de ce type d'analyses. Dans le cas des analyses multivariées, les modèles ont été conçus à partir de variables normalisées et de variables non-transformées.

CHAPITRE 3

RÉSULTATS

3.1 VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES

Pour les deux hivers d'expérimentation, les conditions environnementales se sont avérées très variables en fonction des sessions d'étude et de l'année. La température ambiante moyenne enregistrée pendant les expériences de 1996 différait significativement de celle de 1997 ($T_{a \text{ jour}}$: $F_{1,96} = 24,07$, $p < 0,001$, 1996 = $3,3 \pm 5,6^\circ\text{C}$, 1997 = $-2,5 \pm 5,6^\circ\text{C}$, $T_{a \text{ nuit}}$: $F_{1,95} = 22,10$, $p < 0,001$, 1996 = $1,3 \pm 5,6^\circ\text{C}$, 1997 = $-4,1 \pm 5,4^\circ\text{C}$). Également, T_a variait considérablement d'une expérience à une autre ($T_{a \text{ jour}}$: $F_{16,81} = 7,34$, $p < 0,001$, $T_{a \text{ nuit}}$: $F_{16,80} = 8,66$, $p < 0,001$) (figure 6). En raison de la photopériode prévalant durant les sessions expérimentales, la durée du jour et de la nuit différait également en fonction des expériences (figure 7).

3.2 DOMINANCE SOCIALE

Pour toutes les expériences, la hiérarchie sociale s'est établie dès le premier jour. L'ordre de dominance était très stable et invariable tant que la composition du groupe n'était pas modifiée (c'est-à-dire des durées de 5 à 12 jours). Pour les deux années de l'étude, les hiérarchies enregistrées étaient parfaitement linéaires dans 74% des observations (indice h de Landau = 1, Martin et Bateson 1993). Des cas d'inversion de rang ont été notés ($h = 0,2$ dans 14% des cas, $h = 0,6$ dans 11% des cas). Cependant, ces inversions ont toujours été des événements transitoires. Comme la totalité des séances d'observations a révélé un ordre hiérarchique stable et puisque le h de Landau calculé était de 1 dans une forte proportion des cas, l'ordre hiérarchique est considéré transitif dans le cadre de cette étude.

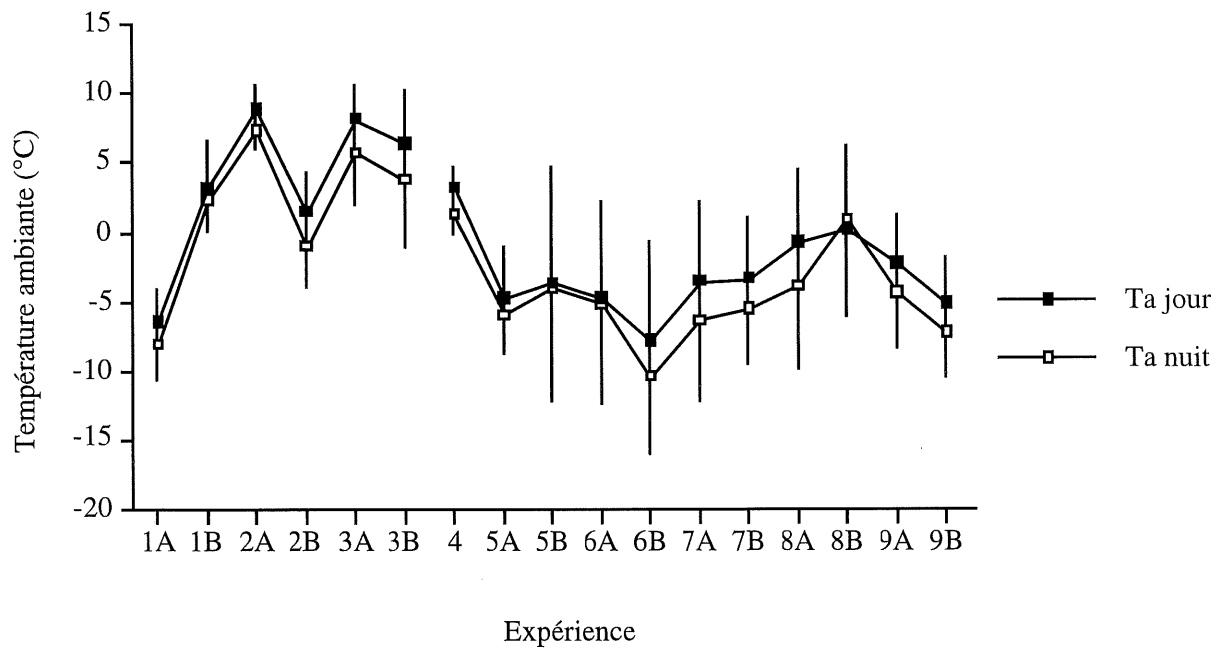


Figure 6: Températures ambiantes moyennes prévalant durant les expériences de 1996 et 1997.
La coupure dans les courbes représente le changement d'année de 1996 à 1997.

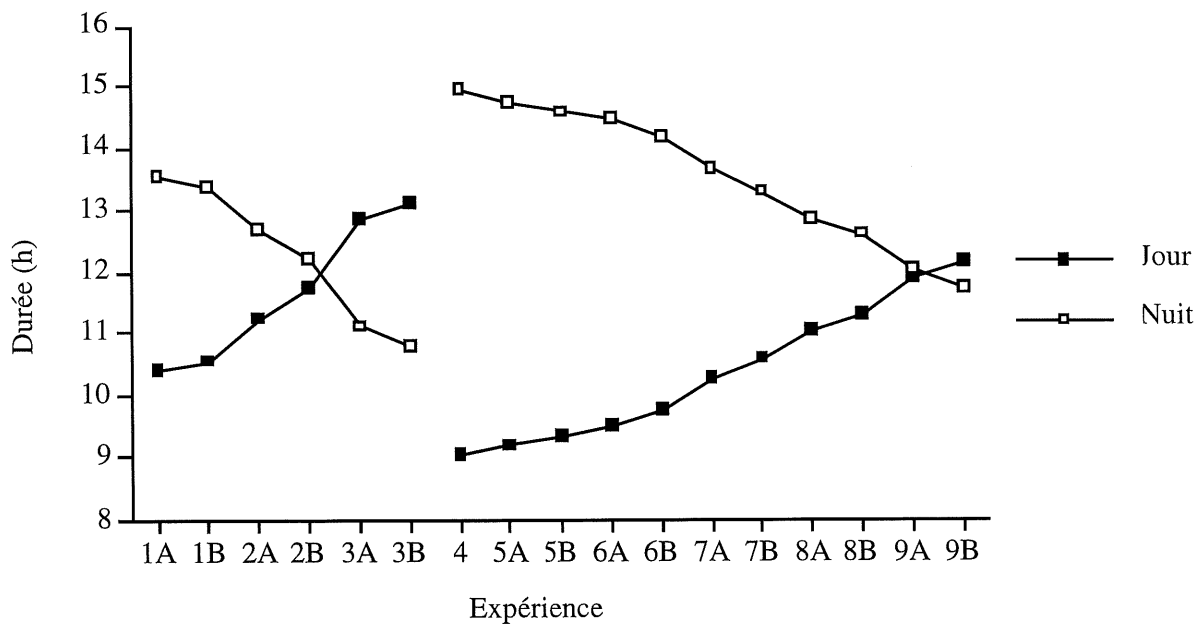


Figure 7: Durée de jour et de nuit pour chaque session expérimentale. La coupure dans les courbes représente le changement d'année de 1996 à 1997.

Le nombre total d'interactions agonistiques par expérience (en omettant le jour 1 qui peut être biaisé parce que les oiseaux s'acclimatent au nouveau groupe) s'est avéré indépendant de l'année (1996: $101,7 \pm 66,9$; 1997: $152,8 \pm 77,0$, $F_{1,31} = 3,7$, $p = 0,06$) et de la cage d'expérimentation (Cage 1: $133,2 \pm 75,5$; Cage 2: $135,3 \pm 80,2$, $F_{1,31} = 0,006$, $p = 0,94$). L'influence de T_a sur le nombre d'interactions était très faible, que ce soit la température prévalant durant les sessions d'observations ($r^2 = 0,037$, $n = 87$, $p = 0,08$) ou celle prévalant la nuit précédente ($r^2 = 0,049$, $n = 87$, $p < 0,05$).

3.3 VARIATIONS INTER-INDIVIDUELLES ET RANG SOCIAL

Pour les deux années de l'étude, la taille corporelle, reflétée par la longueur d'aile, affectait le statut social des individus ($F_{3,124} = 4,17$, $p < 0,01$) (figure 8). Les oiseaux de plus grandes tailles, qui étaient principalement des mâles ($F_{1,126} = 92,56$, $p < 0,001$) (figure 9), ont majoritairement

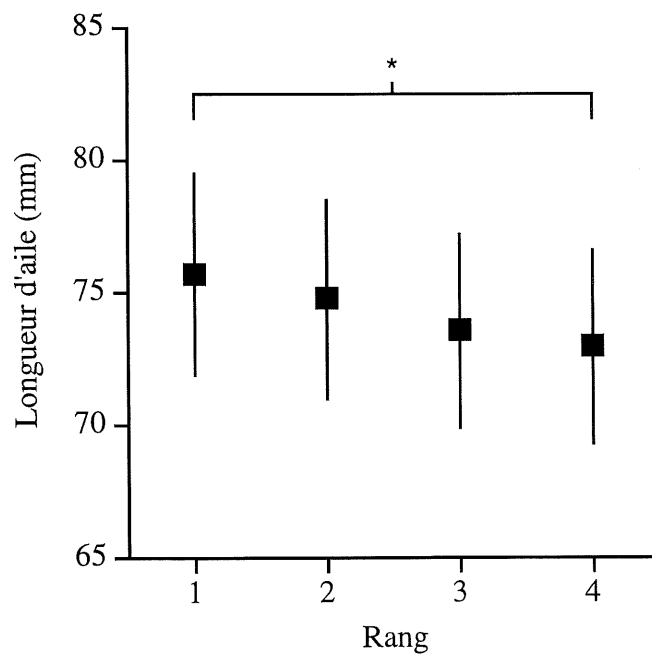


Figure 8: Relation entre la longueur d'aile et le rang social des individus étudiés en 1996 et 1997.

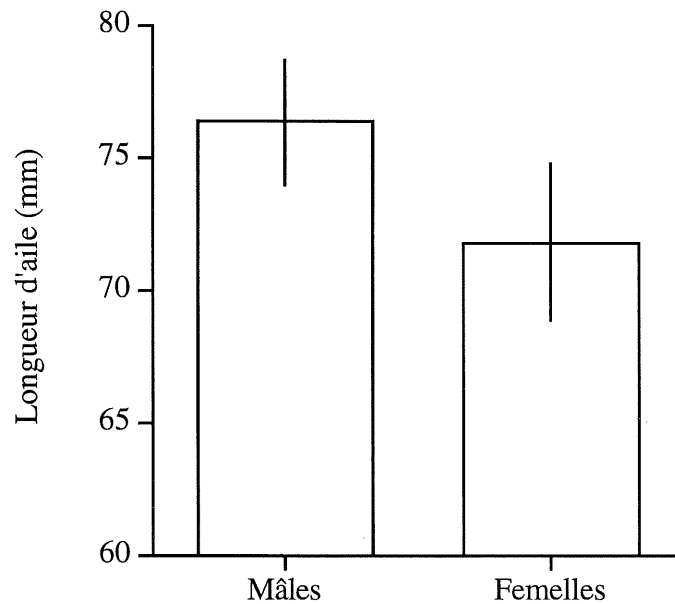


Figure 9: Relation entre la taille corporelle et le sexe des individus étudiés en 1996 et 1997.

occupés les rangs dominants (figure 8). Bien que la différence de taille entre les rangs ne soit significative qu'entre les extrêmes (rangs 1 et 4, test de Scheffé $p < 0,05$), une tendance évidente pour une taille décroissante vers les rangs subordonnés est apparue (figure 8).

Comme les mâles étaient en moyenne plus gros que les femelles et que les individus de grande taille occupaient les rangs hiérarchiques supérieurs, les rangs 1 et 2 (dominants) ont été occupés plus fréquemment par des mâles et les rang 3 et 4 (subordonnés) ont été occupés davantage par les femelles ($dl = 3$, $G = 19,19$, $p < 0,0005$) (figure 10).

3.4 EFFET DU RANG SOCIAL SUR LE MÉTABOLISME AU REPOS

3.4.1 TEST DE VALIDATION

Cette expérimentation a permis de confirmer la stabilité des mesures de métabolisme. Le TMR moyen, à -10°C , des 11 individus étudiés (5 mâles, 6 femelles, masse moyenne: $18,80 \pm 1,75\text{g}$, longueur d'aile moyenne: $74 \pm 3\text{mm}$) était de $9,3 \pm 1,9\text{mlO}_2/\text{g/h}$. Le sexe n'avait pas d'influence

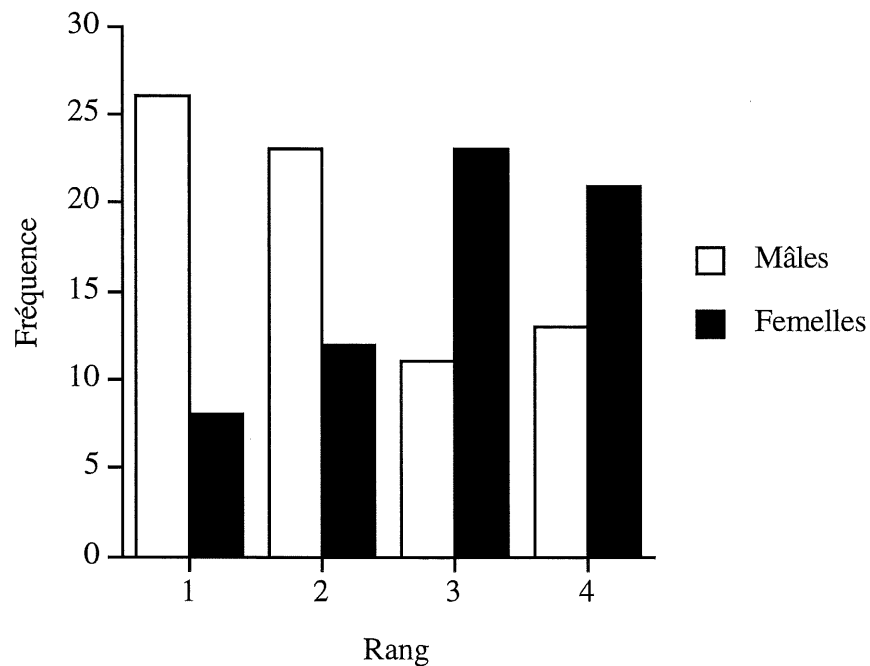


Figure 10: Fréquence absolue d'occupation de chaque rang en fonction des sexes pour tous les groupes observés en 1996 et 1997.

sur les mesures (ANOVA à mesures répétées, $F_{1,8} = 2,18$, $p = 0,18$) et aucun patron temporel (augmentation ou réduction de V_{O_2} sur les quatre mesures consécutives) n'a pu être détecté (ANOVA à mesures répétées, $F_{3,24} = 1,65$, $p = 0,20$). Le coefficient de variation moyen calculé sur les données répétées était de $8 \pm 5\%$ (extrêmes: 2 et 18%).

3.4.2 EFFET DE LA DOMINANCE SOCIALE SUR LE MÉTABOLISME AU REPOS

Les individus utilisés dans la présente section provenaient de la partie expérimentale se déroulant en volière (effet du rang sur l'accès à la ressource et l'hypothermie, voir figure 3). Ils étaient sélectionnés en fonction de leur rang hiérarchique et non en fonction de leurs caractéristiques physiques. Pour cette raison, le rapport des sexes s'est trouvé débalancé (4 mâles, 16 femelles). Aussi, contrairement aux autres sections d'expérience, la taille et la masse ne différaient pas significativement en fonction des sexes (longueur d'aile moyenne pour les deux sexes: $72,5 \pm 3,6 \text{ mm}$, $F_{1,18} = 0,21$, $p = 0,65$, masse moyenne pour les deux sexes: $19,67 \pm 2,18 \text{ g}$, $F_{1,18} = 0,79$, $p = 0,39$) ou des rangs de dominance (longueur d'aile moyenne pour dominant et subordonné: $F_{1,18} = 3,40$, $p = 0,08$, masse moyenne pour dominant et subordonné: $F_{1,18} = 2,28$, $p = 0,15$). Le fait que le sexe ou le rang social n'ait pas eu d'influence sur la taille ou la masse vient du chevauchement de taille corporelle en fonction de ces deux critères. Les mâles et les individus dominants qui forment l'échantillon étaient de petite taille et les femelles et les individus subordonnés étaient de grande taille par rapport à la moyenne.

Le TMR moyen était de $9,5 \pm 1,7 \text{ mlO}_2/\text{g/h}$ et il est apparu indépendant de la masse des individus ($r^2 = 0,16$, $n = 20$, $p = 0,08$). Cependant, la taille corporelle (longueur d'aile) avait une influence sur le taux métabolique ($n = 20$, $p < 0,05$)(figure 11). Pour cette raison, l'effet du rang de dominance sur le TMR a été étudié à partir d'une analyse de covariance en utilisant la longueur d'aile comme covariable. Il est important de considérer le fait que même si certains individus portaient un émetteur cela n'a pas généré de différences significatives au niveau des mesures de TMR (ANCOVA, $F_{1,17} = 2,74$, $p = 0,12$, figure 11).

Aucun effet significatif du rang social ($F_{1,17} = 0,46$, $p = 0,51$) ou du sexe ($F_{1,17} = 1,22$, $p = 0,29$) sur le métabolisme au repos n'a été détecté en tenant compte de l'effet de la taille corporelle.

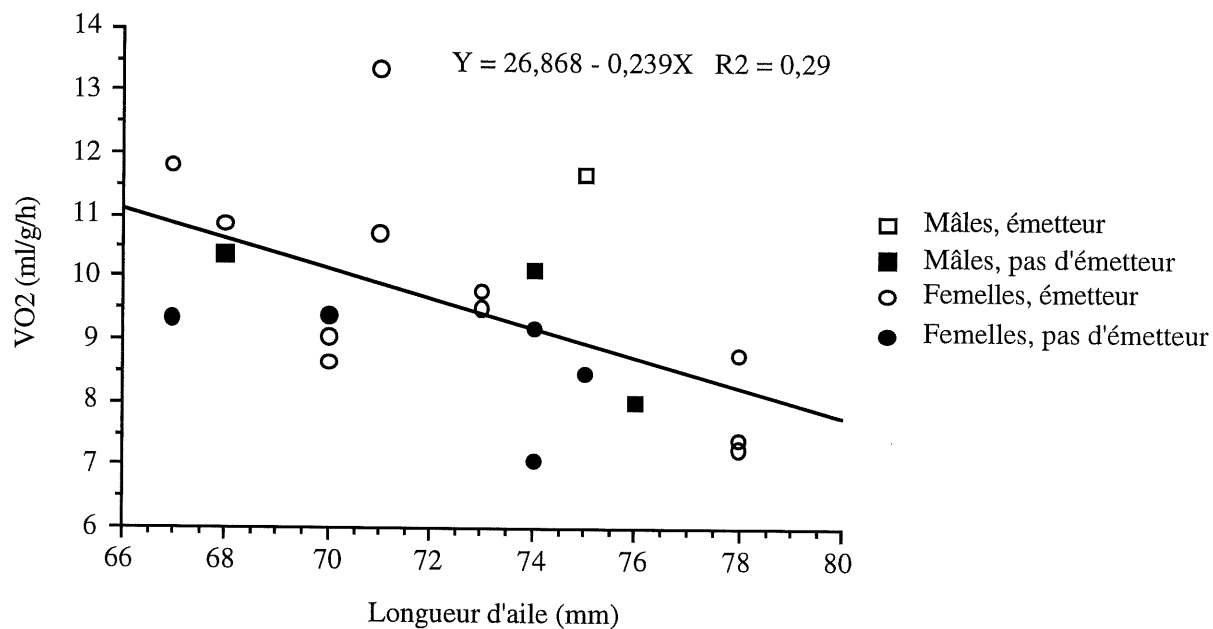


Figure 11: Relation entre la longueur d'aile et le métabolisme spécifique à -10°C en fonction des sexes et des individus portant ou non un émetteur.

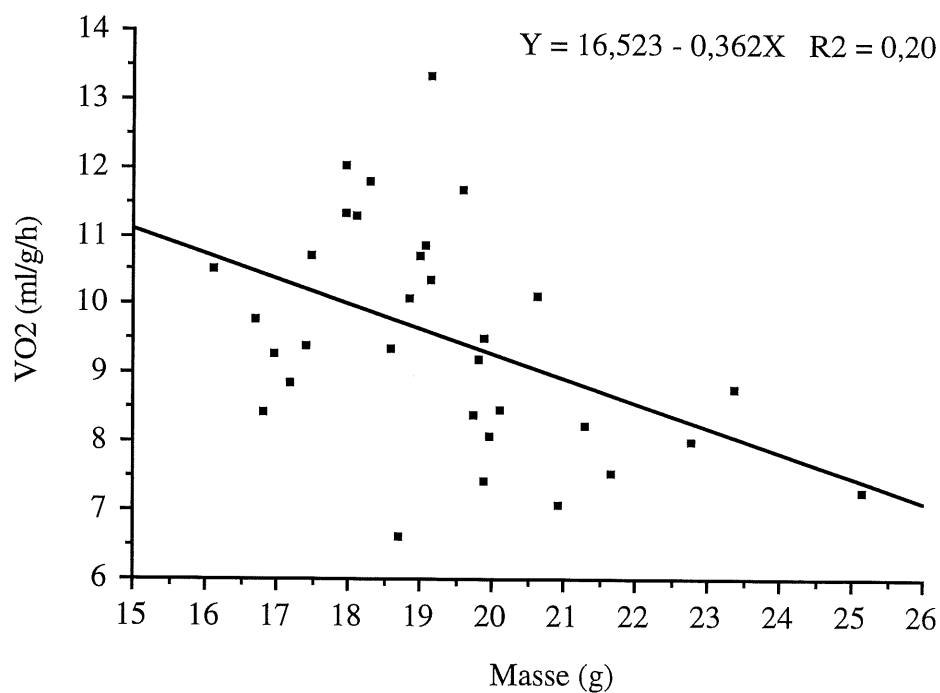


Figure 12: Relation entre la masse et le métabolisme spécifique à -10°C.

Comme aucun effet du rang ou du sexe n'a pu être détecté, les données des deux expériences (validation et dominance) ont été rassemblées de façon à augmenter la taille de l'échantillon. Une relation significative entre la masse corporelle et le métabolisme spécifique a ainsi été mise à jour ($n = 32$, $p < 0,05$) (figure 12). De même, la relation entre la taille corporelle et le métabolisme spécifique est restée évidente ($r^2 = 0,23$, $n = 32$, $p < 0,005$). Cependant, ni la longueur d'aile ni la masse n'avaient significativement le TMR considéré pour l'animal entier (mlO_2/h non corrigé pour la taille) (masse: $p = 0,52$, longueur d'aile: $p = 0,19$).

3.5 VARIATIONS DE MASSE, VISITES AUX MANGEOIRES ET RANG SOCIAL

3.5.1 VALIDATION DU SYSTÈME DE PESÉE ET D'IDENTIFICATION

Les tests réalisés avec les masses inertes ont démontré que les systèmes de mesures étaient très précis. Les relations entre la masse calculée et la masse réelle étaient hautement significatives pour les deux systèmes (balances Sartorius et Ohaus: $r^2 = 1$, $n = 80$, $p < 0,0001$). La différence moyenne entre la masse réelle et la masse calculée était de $0,02 \pm 0,13\text{g}$ (aucune différence significative entre les deux balances) ce qui est très en-dessous du niveau de précision arbitrairement fixé à $0,3\text{g}$. En d'autres mots, le système de mesure est beaucoup plus précis que ce qui avait été prévu. Les tests réalisés avec les oiseaux démontrent également que les mesures sont d'une bonne précision. La relation entre la masse calculée et la masse réelle s'est avérée très forte pour les deux systèmes (cage 1: $n = 28$ $p < 0,0001$, cage 2: $n = 49$ $p < 0,0001$) (figures 13 et 14). La variabilité résiduelle visible dans ces relations provient du fait que les oiseaux ont été capturés dans un intervalle de quinze minutes avant ou après une pesée. Ce laps de temps est suffisant pour gagner ou perdre de la masse.

Si les deux montages ont donné une bonne évaluation des masses réelles des oiseaux, il est cependant à noter qu'ils n'ont pas tout à fait réagi de la même façon. La différence moyenne entre la masse réelle d'un oiseau et celle saisie par l'ordinateur à partir des balances est plus

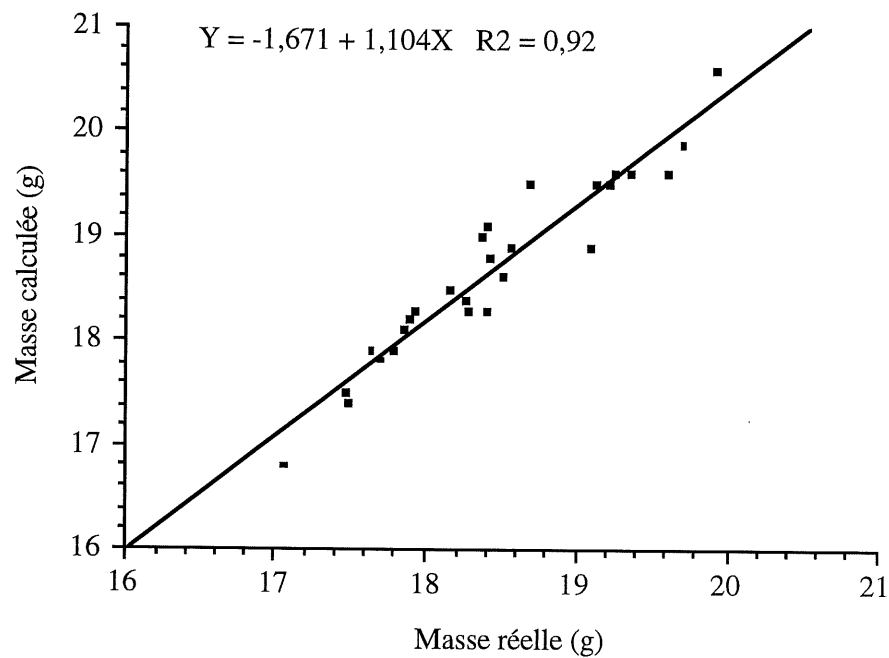


Figure 13: Relation entre la masse calculée par le système et la masse réelle des oiseaux suivis dans la cage 1 (balance Sartorius).

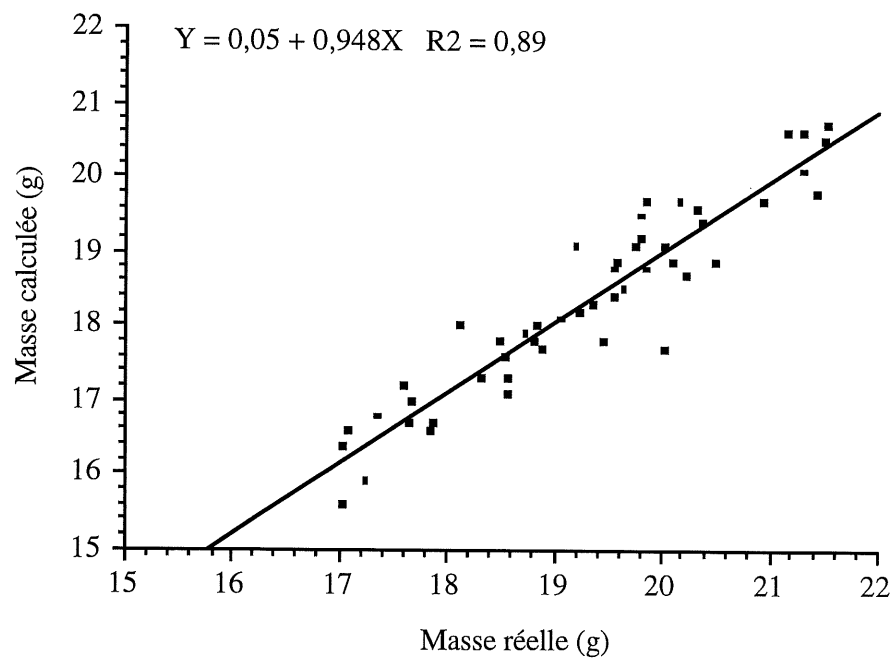


Figure 14: Relation entre la masse calculée par le système et la masse réelle des oiseaux suivis dans la cage 2 (balance Ohaus).

élevée pour le système de la cage 2 (balance Ohaus) que celui de la cage 1 (balance Sartorius) (différence moyenne: cage 1: $-0,29 \pm 0,2$, cage 2: $0,95 \pm 0,4$ $F_{1,75} = 57,10$, $p < 0,0001$). Il faut également considérer le fait que le système de la cage 1 sur-estime légèrement la masse réelle tandis que le système de la cage 2 a plutôt tendance à la sous-estimer (figure 13 et 14). Cependant, si l'on considère que l'erreur d'un système est constante, elle devrait être la même que ce soit pour une masse de 10g ou de 20g. Comme les analyses traitant des variations de masse portent sur des données relatives, c'est-à-dire le gain ou la perte de masse, par rapport à une masse initiale (voir plus loin), il est clair que l'erreur des systèmes est négligeable puisque les données sont traitées en proportion. Pour cette raison, les données calculées pour l'étude ont été utilisées telles quelles.

3.5.2 MASSE

Au total, quinze individus ont été utilisés pour les expériences 5 à 9, huit mâles et sept femelles. Bien que la taille corporelle ait été influencée par le sexe (mâles: $74,9 \pm 0,2$ mm, femelles: $70,1 \pm 0,3$ mm, $F_{1,82} = 206,73$, $p < 0,0001$), aucun effet du sexe sur la masse moyenne au matin (moyenne des cinq premières pesées de la journée par individu) ou le log de la masse moyenne au soir (moyenne des cinq dernières pesées) n'a été détecté. Cependant, ces deux dernières variables étaient influencées par le rang social (tableau 3). Il est à noter que la différence provient du fait que les individus de rangs supérieurs étaient en moyenne de taille corporelle plus importante, indépendamment de leur sexe. Aussi, le rang 1 se démarque de tous les autres que ce soit pour la masse au matin ou la masse au soir (test de Scheffé, $p < 0,05$) en raison de sa plus grande taille corporelle (figure 15). Cette différence, résultant de la variation inter-individuelle de taille corporelle, a dû être prise en considération pour l'analyse des variations de masse. Le gain et la perte de masse ont donc été traités en termes relatifs, c'est-à-dire corrigés pour la taille corporelle (Gain relatif = masse au soir divisée par la masse au matin, Perte relative = masse au matin divisée par la masse le soir précédent).

Tableau 3: Effets du sexe et du rang social sur les masses matinales et finales enregistrées en 1997.

	df	F	p
Masse moyenne au matin			
Expérience	9, 70	3,125	0,0032
Sexe	1, 70	0,165	0,6862
Rang social	3, 70	4,054	0,0102
Log Masse moyenne au soir			
Expérience	9, 70	4,817	0,0001
Sexe	1, 70	0,118	0,7323
Rang social	3, 70	3,084	0,0328

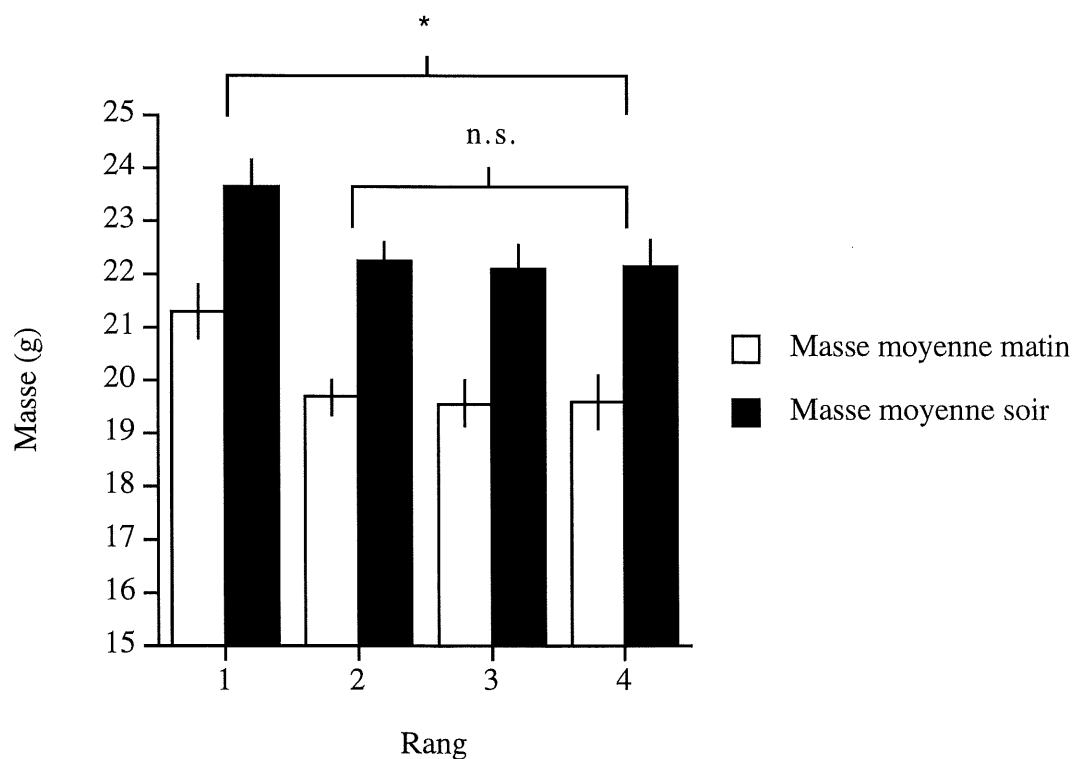


Figure 15: Effet du rang social sur la masse moyenne au matin et la masse moyenne au soir en 1997. L'étoile indique une différence significative ($p < 0,05$) entre les rangs que ce soit pour la masse au matin ou la masse au soir.

Le gain journalier moyen pour l'hiver 1997 (2,5g) ne différait pas significativement de la perte journalière moyenne (2,4g). Également, que ce soit pour le gain moyen ou la perte moyenne de masse, aucun effet significatif du sexe ou du rang social sur ces variables, une fois corrigées pour la taille corporelle, n'a été détecté (tableau 4).

Tableau 4: Effet du sexe et du rang sur les gains de masse relatifs moyens et les pertes de masse relatives moyennes en 1997.

	df	F	p
Log Gain relatif moyen			
Expérience	9, 70	2,645	0,0107
Sexe	1, 70	0,261	0,6107
Rang social	3, 70	1,772	0,1604
Log Perte relative moyenne			
Expérience	9, 60	3,240	0,0029
Sexe	1, 60	0,800	0,3748
Rang social	3, 60	0,542	0,6554

3.5.3 VISITES

Il apparaît que le nombre de visites par jour aux mangeoires de même que les durées moyennes et totales de ces visites soient indépendants du sexe (tableaux 5 et 6). Cependant, le rang social influence significativement la durée moyenne de visites (tableaux 5), mais, vu le haut niveau de variation de cette variable, un test à posteriori n'a pas été en mesure de partitionner les différences entre les rangs (durée moyenne: $0,51 \pm 0,03$ minutes, test de Sheffé $p > 0,05$) (figure 16a).

La durée totale de visite journalière (somme des durées de visites enregistrées pour une journée) est influencée par le statut hiérarchique (tableau 6). Bien qu'une différence significative

Tableau 5: Effet du rang social et du sexe sur les paramètres d'accès journalier à la ressource alimentaire.

	df	F	p
Log Nombre de visites			
Expérience	9, 42	1,670	0,1270
Sexe	1, 42	0,339	0,5638
Rang social	3, 42	1,243	0,3061
Sexe * Rang social	3, 42	2,851	0,0486
Log Durée moyenne de visites			
Expérience	9, 42	1,760	0,1053
Sexe	1, 42	0,186	0,6688
Rang social	3, 42	2,946	0,0437
Sexe * Rang social	3, 42	3,807	0,0168

Tableau 6: Analyses non-paramétriques de l'effet du sexe et du rang social sur la durée totale moyenne de visites aux mangeoires.

	n	df	Valeur critique	p
Durée totale de visite				
Expérience	59	9	H = 15,49*	0,0783
Sexe	59	-	U' = 451,00**	0,7725
Rang social	59	3	H = 9,71*	0,0121

Note: Il n'est pas possible de tester l'interaction SEXE*RANG avec la procédure non-paramétrique.

* Test Kruskal-Wallis

** Test Mann-Whitney

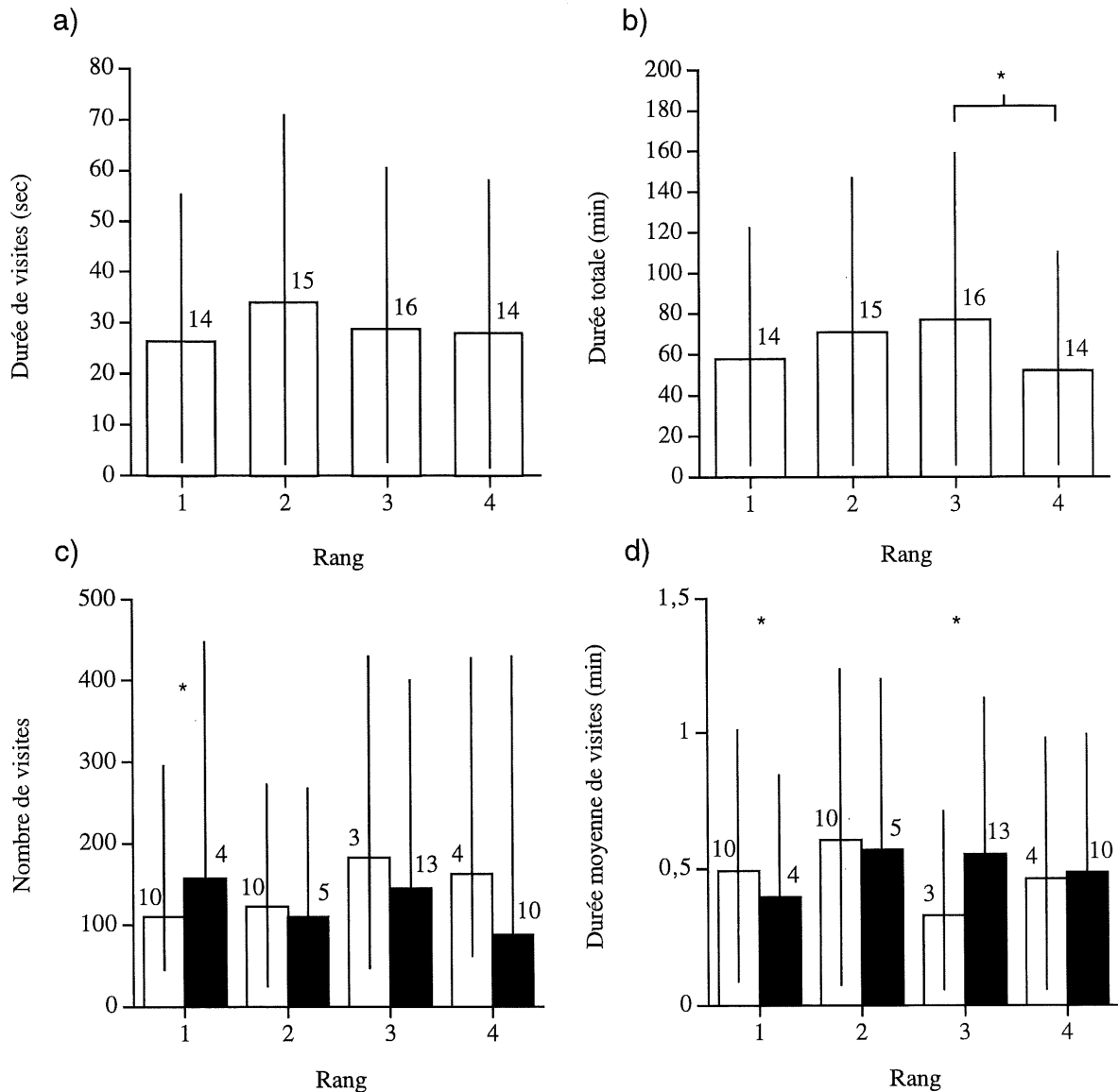


Figure 16: Effet du rang social sur le nombre, la durée moyenne et totale de visites aux mangeoires pour l'année 1997. a) Durée moyenne (les valeurs ont été retransformées à partir de l'analyse faite sur la variable transformée en log), b) Durée totale, c) Interaction RANG*SEXE pour le nombre de visites (les valeurs ont été retransformées après l'analyse sur le log du nombre de visites), d) Interaction RANG*SEXE pour la durée moyenne journalière de visites (les valeurs ont été retransformées après l'analyse sur le log de la durée moyenne de visite). Les nombres au sommet des bâtonnets représentent la taille échantillon. Les étoiles indiquent un seuil de signification de 0,05 avec un test à postériori. Bâtonnets blancs = mâles, bâtonnets noirs = femelles.

n'apparaisse qu'entre les rangs 3 et 4 (figure 16b, comparaison multiple en utilisant le test de Mann-Whitney et la correction de Bonferonni $\alpha = 0,008$) le temps total moyen passé à la mangeoire semble être moins élevé pour les rangs extrêmes (1 et 4).

Une interaction significative entre le sexe et le rang social a été détectée pour le nombre et la durée moyenne de visites (tableau 5, figures 16c et 16d). Cette interaction n'a pas été testée pour la durée totale puisque le traitement de cette variable nécessite une analyse non-paramétrique. Il apparaît que le nombre moyen de visites par jour pour un rang donné soit fonction du sexe de l'individu (figure 16c). Cependant, comme les données sont très variables, un test de contraste à postériori (Abacus concepts 1989) a démontré une différence significative seulement au niveau du rang 1 ($p < 0,05$). Toutefois, il semble que dans les cas où les femelles sont dominantes, le nombre de visites est significativement plus élevé que pour les mâles de même niveau (figure 16c). Pour les rangs suivants (2, 3 et 4) les femelles semblent toujours avoir un nombre de visites journalier inférieur aux mâles.

Pour ce qui est de la durée moyenne de visites à la mangeoire, bien que la différence en fonction du sexe soit significative seulement pour les rangs 1 et 3 (test de contraste $p < 0,05$) (figure 16d), il semble que pour les statuts hiérarchiques élevés, les mâles tendent à passer plus de temps à la mangeoire par visite. Cette relation serait plutôt inversée pour les rangs subordonnés. Il faut cependant prendre cette affirmation avec prudence vu le niveau de variabilité des données.

3.6 TEMPÉRATURES CORPORELLES ET RANG SOCIAL

Les données utilisées pour cette section s'étalent sur plusieurs expériences réalisées en 1996 et 1997 (voir tableau 1). Aucun effet significatif du sexe, du rang social ou de l'interaction entre ces deux éléments n'a été détecté pour chacune des variables explorées (tableau 7). Une interaction significative entre la variable de répétition JOUR et EXPÉRIENCE a toutefois été observée pour chaque variable dépendante explorée. Cependant, cet effet est imputable aux conditions changeantes de l'environnement et n'a pas de signification biologique comme tel.

Tableau 7: Effets du sexe et du rang social sur les variations de température corporelle pour les années 1996 et 1997.

	df	F	p
Dépression moyenne de T_c			
Expérience	9, 30	2,964	0,0121
Sexe	1, 30	0,328	0,5711
Rang social	3, 30	1,224	0,3180
Log Écart type de T_c de nuit			
Expérience	9, 35	1,377	0,2357
Sexe	1, 35	0,074	0,7874
Rang social	3, 35	2,238	0,1011
Durée fermeture lumières et T_c min.*			
Expérience	9, 30	1,942	0,0837
Sexe	1, 30	0,786	0,3825
Rang social	3, 30	0,050	0,9850
Racine Dépression maximale de T_c			
Expérience	9, 30	2,300	0,0421
Sexe	1, 30	0,910	0,3477
Rang social	3, 30	1,544	0,2235
Heure d'atteinte de T_c de jour*			
Expérience	10, 33	10,351	0,0001
Sexe	1, 33	3,358	0,0759
Rang social	3, 33	0,577	0,6344

* Analyse non-paramétrique, données transformées en rang (voir matériel et méthodes)

Note: Ce tableau ne représente qu'un extrait des résultats. Pour la présente analyse, l'effet du JOUR (variable de répétition) et de l'interaction JOUR*EXPÉRIENCE sont apparus significatifs dans tous les cas à l'exception des variables marquées d'un *. Aussi comme ces résultats sont dûs aux conditions environnementales et n'affectent pas l'interprétation des autres variables, ils ont été omis pour fins de simplification.

3.7 TEMPÉRATURE AMBIANTE, VARIATIONS DE MASSE ET HYPOTHERMIE

De façon générale, ΔT_c , la profondeur d'hypothermie moyenne, était influencée négativement par la T_a prévalant durant la nuit ($\sqrt{\Delta T_c}$ vs $T_{a \text{ nuit}}$; $n = 220$, $p < 0,0001$) (figure 17). Une relation semblable a aussi été enregistrée pour la dépression maximale de T_c atteinte ($\sqrt{\Delta T_c \text{ min}}$ vs $T_{a \text{ nuit}}$; $r^2 = 0,16$, $n = 220$ $p < 0,0001$). Par contre, la température ambiante de nuit affectait faiblement la perte relative de masse corporelle ($n = 181$, $p < 0,001$) (figure 18). Une analyse multiple a révélé que la perte de masse relative était plutôt fonction à la fois de la T_a de nuit et du degré moyen d'hypothermie (tableau 8).

Il est à noter que la perte de masse relative la nuit suivante explique une plus grande proportion de la variation dans le gain de masse relatif pour une journée (\sqrt{GRM} vs PRM , $r^2 = 0,31$, $n = 181$, $p < 0,0001$) que la perte de masse relative la nuit précédente (\sqrt{GRM} vs PRM_{prec} , $r^2 = 0,13$, $n = 180$, $p < 0,0001$). En fait, l'examen des coefficients standards (régression pas à pas) a démontré que le gain de masse durant le jour précédant à une force explicative environ 5 fois plus élevée que le gain de masse le jour suivant (tableau 9). Aussi, si l'on s'attarde à cette relation, il semble que les oiseaux perdaient, en moyenne, moins de masse durant une nuit que ce qu'ils avaient accumulé la veille (\sqrt{GRM} vs PRM : $y = 0,0011 + 0,312x$).

Pour ce qui est de la profondeur moyenne d'hypothermie, dans le contexte expérimental actuel, elle était fonction de la quantité de réserves disponibles au début de la nuit, reflétée par le gain de masse journalier, et la température ambiante rencontrée durant cette même nuit (tableau 10).

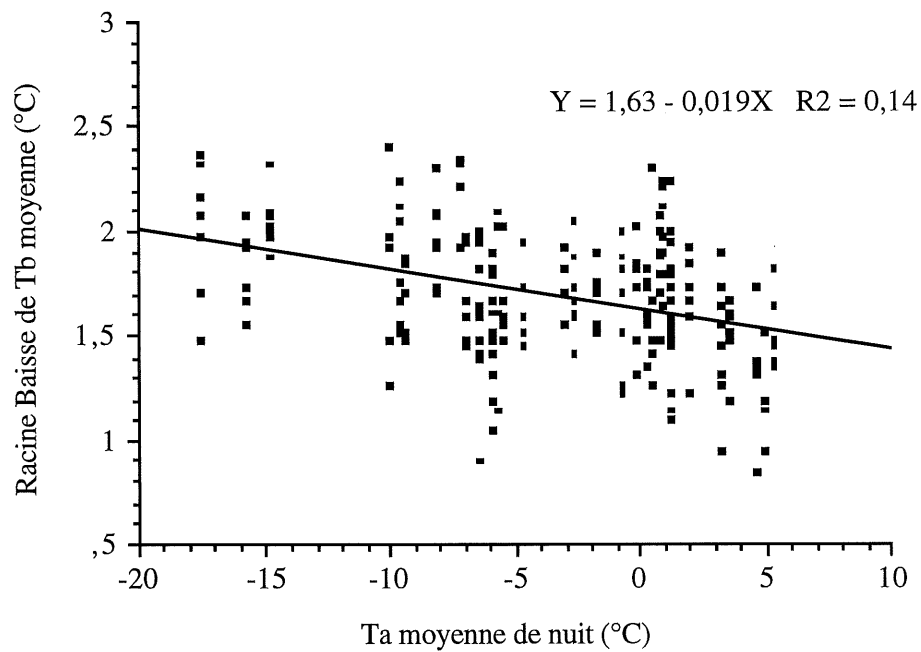


Figure 17: Relation entre la température ambiante moyenne de nuit et la profondeur moyenne d'hypothermie.

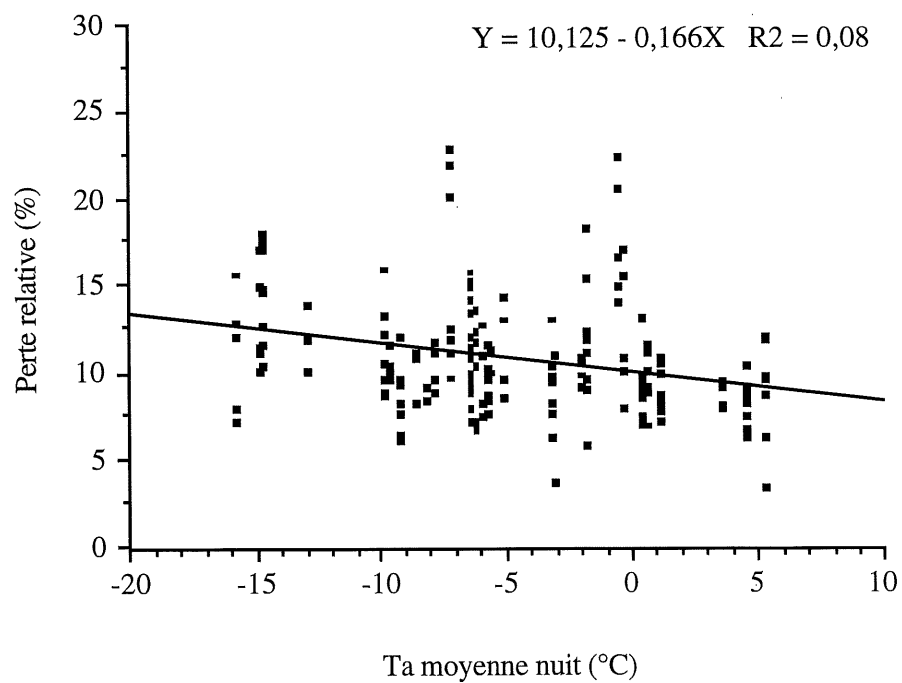


Figure 18: Relation entre la perte de masse, corrigée pour la taille corporelle, et la température ambiante moyenne de nuit.

Tableau 8: Effets combinés de la température ambiante de nuit et de la profondeur moyenne d'hypothermie sur la perte relative de masse corporelle.

Perte relative de masse	$R^2 = 0,25$	$n = 72$ $dl = 2, 56$	$p < 0,0001$
	Coefficient standard	t	p
Ordonnée	0,043	1,917	0,059
T_a nuit	-0,250	-2,079	0,041
$\sqrt{\Delta T_c}$	0,326	2,716	0,008

Tableau 9: Comparaison des relations pertes de masse vs gains de masse la veille et pertes de masse vs gains de masse le jour suivant dans un modèle de régression pas à pas.

Perte relative de masse	$R^2 = 0,38$	$n = 180$ $dl = 2, 177$	$p < 0,0001$
	Coefficient standard	t	p
Ordonnée	-0,028	-1,968	0,0506
\sqrt{GRM}_{prec}	0,543	8,358	<0,0001
\sqrt{GRM}_{suiv}	0,141	2,166	0,0316

Si la température ambiante affecte le degré d'hypothermie et la perte de masse relative, son effet sur le gain de masse journalier est cependant très faible. Que ce soit la T_a de jour ($r^2 = 0,04$, $n = 288$, $p < 0,001$), celle de la nuit suivante ($r^2 = 0,05$, $n = 284$, $p < 0,0001$) ou celle ayant prévalu la nuit précédente (non significatif), ce facteur a toujours eu un effet négligeable sur \sqrt{GRM} .

Tableau 10: Effets combinés de la température ambiante de nuit et de la quantité moyenne de réserves accumulées en journée sur la profondeur moyenne d'hypothermie.

$\sqrt{\Delta T_c}$	$R^2 = 0,34$	$n = 99$ $dl = 2, 96$	$p < 0,0001$
	Coefficient standard	t	p
Ordonnée	1,285	10,438	$< 0,0001$
$T_{a \text{ nuit}}$	-0,502	-5,877	$< 0,0001$
\sqrt{GRM}	0,196	2,296	0,0238

3.8 RANG SOCIAL ET HYPOTHERMIE

Une analyse de covariance a été utilisée pour tenter de mettre à jour un éventuel effet du rang social sur le patron d'utilisation de l'hypothermie en excluant l'effet de la température ambiante de nuit et en tenant compte du gain de masse relatif. En premier lieu, les résidus de la relation entre $\sqrt{\Delta T_c}$ et $T_{a \text{ nuit}}$ ($r^2 = 0,14$, $n = 220$, $p < 0,0001$) de même que ceux de la relation entre \sqrt{GRM} et $T_{a \text{ nuit}}$ ont été extraits. Par la suite, ces données ont été traitées en fonction du rang social en contrôlant l'effet résiduel de \sqrt{GRM} . Il ressort de cette analyse que le rang 2 (deuxième dominant) entre plus profondément en hypothermie, pour un gain de masse donné, que les autres rangs qui lui sont subordonnés (ANCOVA, effet du rang social: $F_{1,94} = 5,574$, $p < 0,005$) (figure 19). Bien que le rang 1 ne diffère pas significativement des autres, il reste cependant beaucoup moins variable. En d'autres mots, les séquences de réchauffements sont plus fréquentes chez les rangs subordonnés.

3.9 NOMBRE DE VISITES, VARIATIONS DE MASSE ET TEMPÉRATURES AMBIANTES

Aucun des paramètres ayant trait au taux de visites à la mangeoire n'a affecté significativement

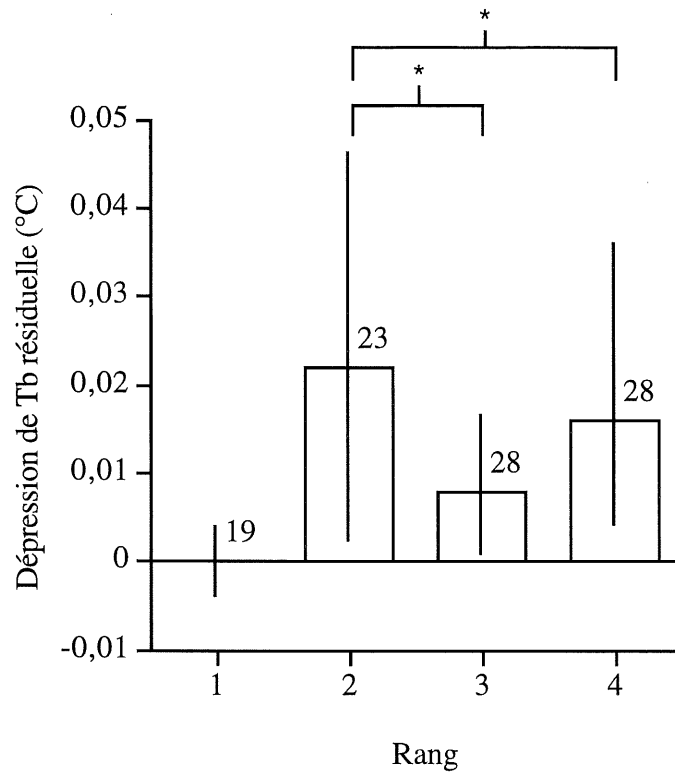


Figure 19: Dépression moyenne de T_b résiduelle (suppression de l'effet de la température ambiante) en fonction du rang social une fois le gain de masse relatif contrôlé. Les étoiles représentent les différences significatives ($\alpha = 0,05$) révélées par le test de Scheffé et les nombres au sommet des bâtonnets la taille de l'échantillon. Les valeurs ont été recalculées à partir des résultats en racine carré.

le gain de masse relatif. Que ce soit le log du nombre de visites, le log de la durée moyenne de visites ou la durée totale de visites, toutes ces variables sont restées indépendantes de \sqrt{GRM} . Cependant, une relation positive a été démontrée entre le log du nombre de visites et la perte relative de masse la nuit précédente ($n = 21$, $p < 0,05$) (figure 20). Le pouvoir explicatif de cette dernière variable s'est avéré plus élevé que dans le cas de la relation entre le log du nombre de visites et la perte de masse relative la nuit suivante ($r^2 = 0,20$, $n = 43$, $p < 0,005$). Cependant un test de comparaison des coefficients de corrélation (Sokal et Rohlf 1995 p582) a démontré que

cette différence est non-significative. Ces trois variables ont été considérées dans une régression pas à pas et cette analyse n'a conservé que la perte de masse la nuit suivante comme variable dépendante ayant un effet significatif dans le modèle. Cependant, ce résultat est à considérer avec prudence puisque l'analyse pas à pas ne traite que les lignes de données ayant une valeur pour chacune des variables indépendantes. Aussi, le n pour cette analyse a automatiquement été ramené à 20.

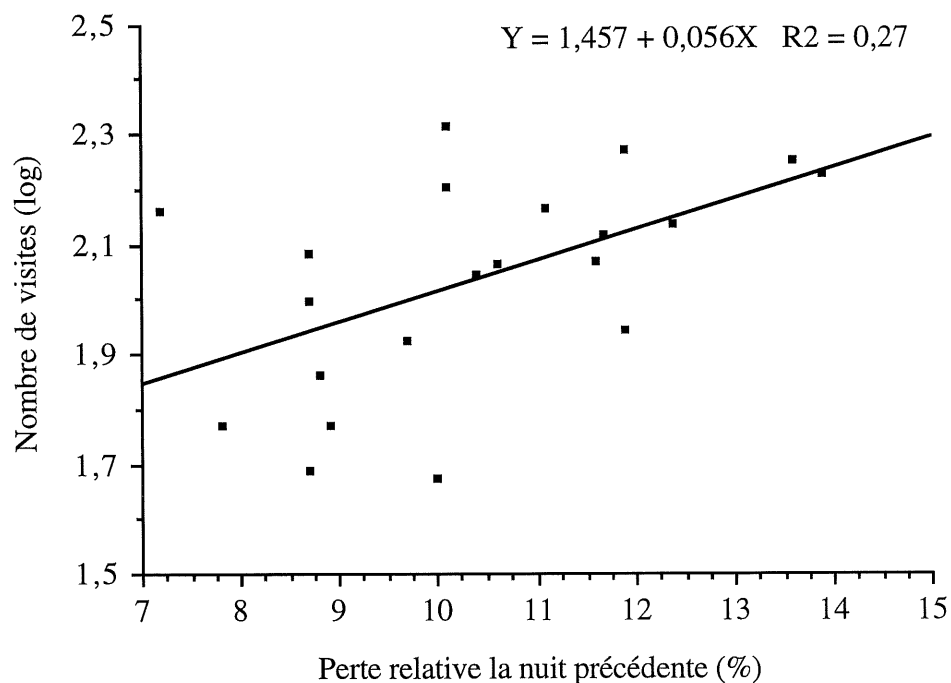


Figure 20: Relation entre le nombre moyen de visites par jour et la perte moyenne de masse relative la nuit précédente.

Le nombre de visites était également influencé par T_a . D'ailleurs, il apparaît que $T_{a \text{ jour}}$ soit un meilleur indicateur du nombre de visites que celle prévalant la nuit précédente ($\log NVT$ vs $T_{a \text{ jour}}$: $r^2 = 0,15$, $n = 59$, $p < 0,005$; $\log NVT$ vs $T_{a \text{ npc}}$: $r^2 = 0,09$, $n = 59$, $p < 0,05$). La relation avec T_a pour la nuit suivante est non-significative. Un point est cependant à noter, si on observe les effets combinés de T_a et de la durée du jour, ou de la nuit, sur le nombre de visites, on remarque que les conditions ambiantes le jour ou la nuit précédente influencent cette variable de façon très

similaire (régressions multiples; $T_{a\text{ jour}}$ et durée du jour vs nombre de visites: $R^2 = 0,22$, $n = 59$, $p < 0,005$; $T_{a\text{ npc}}$ et durée de la nuit précédente vs nombre de visites: $R^2 = 0,21$, $n = 59$, $p < 0,005$). Par contre, considérée indépendamment, la durée du jour n'a qu'un faible effet sur le nombre de visites (Durée du jour vs logNVT: $r^2 = 0,08$, $n = 59$, $p < 0,029$).

En ce qui a trait à la durée moyenne de visites, aucune relation significative avec T_a n'a pu être détectée, que ce soit durant le jour (logDVT vs $T_{a\text{ jour}}$, $n = 59$, $p = 0,64$), la nuit précédente (logDVT vs $T_{a\text{ npc}}$, $n = 59$, $p = 0,84$) ou la nuit à venir (logDVT vs $T_{a\text{ nuit}}$, $n = 59$, $p = 0,21$).

La durée totale de visites, quant à elle, suit relativement le même patron que le nombre de visites en ce qui concerne l'effet de T_a ($T_{a\text{ npc}}$ vs DTT: $r^2 = 0,12$, $n = 59$, $p < 0,05$; $T_{a\text{ jour}}$ vs DTT: $r^2 = 0,18$, $n = 59$, $p < 0,0005$; $T_{a\text{ nuit}}$ vs DTT: n.s., régressions multiples; $T_{a\text{ jour}}$ et durée jour vs DTT: $R^2 = 0,30$, $n = 59$, $p < 0,0001$; $T_{a\text{ npc}}$ et durée de la nuit précédente vs DTT: $R^2 = 0,33$, $n = 59$, $p < 0,0001$) et celle de la durée du jour ($r^2 = 0,15$, $n = 59$, $p < 0,005$). Cependant, la perte de masse relative la nuit précédente n'a aucun effet significatif sur cette variable mais, tout comme pour la durée moyenne de visites, il faut prendre en considération la taille de l'échantillon ($n = 21$). Néanmoins, la perte relative de masse la nuit suivante influençait positivement la durée totale de visites aux mangeoires ($r^2 = 0,30$, $n = 43$, $p < 0,0005$).

CHAPITRE 4

DISCUSSION

Le problème majeur rencontré au cours de cette étude était le nombre d'oiseaux disponibles pour les expériences. Comme il a été nécessaire de réutiliser certains individus, un phénomène de pseudoréplication est apparu. Cependant, les données ne sont pas pour autant moins valables. Les conditions ambiantes dans lesquelles se sont déroulées les expériences étaient différentes pour chaque nouveau groupe formé. Par exemple, pour un individu étant utilisé plus d'une fois, le groupe, la cage, le statut social et les températures ambiantes changeaient à chaque transfert. Aussi, les échantillons sont considérés comme quasi-indépendants. Les résultats obtenus au cours de cette étude démontrent un nombre important de relations non-significatives en ce qui a trait aux hypothèses de bases. Or, selon Machlis *et al.* (1985) le problème généré par l'utilisation de pseudoréplicat est une augmentation de l'erreur alpha. En d'autres mots, les chances de rejeter l'hypothèse nulle alors qu'elle est vraie sont amplifiées. Il est donc évident que ce type d'erreur a été écarté dans les cas des analyses ci-haut mentionnées.

Les prédictions émises dans le cadre de cette étude laissaient présager deux contextes sociaux apportant chacun des contraintes dépendant du niveau de compétition pour la ressource alimentaire. D'une part, le fait d'offrir une surface d'alimentation réduite supposait que les individus dominants pouvaient monopoliser la ressource. Durant les périodes difficiles, cette condition générerait un niveau de déficit énergétique variable selon le rang hiérarchique. D'autre part, le fait de fournir la nourriture ad libitum laissait prévoir un environnement dont la prévisibilité varie selon le rang puisque les dominants ont le contrôle de la ressource mais les subordonnés y ont quand même accès. Dans chacun de ces deux contextes, il était raisonnable de s'attendre à ce que les individus dominants aient un taux d'activité plus élevé et donc des dépenses quotidiennes d'énergie supérieures (Roskaft *et al.* 1986, Hogstad 1987). Il était également logique d'envisager que l'accès à la ressource, le patron d'engraissement, les contraintes énergétiques et les stratégies d'économies d'énergies soient susceptibles de varier selon le rang hiérarchique des individus.

D'après Witter et Swaddle (1995), dans un environnement où la compétition est élevée et que la ressource alimentaire est peu disponible, le niveau journalier d'accumulation des réserves endogènes devrait être plus élevé chez les individus dominants. Il est donc probable que le déficit énergétique soit plus prononcé chez les subordonnés durant les périodes de grand froid. Dans un tel cas, si l'utilisation de l'hypothermie nocturne répond à un compromis entre la menace de prédation et d'inanition (Reinertsen et Haftorn 1983), les oiseaux ayant eu le niveau d'accumulation relatif le plus faible devraient entrer plus profondément en hypothermie lors des nuits déficitaires sur le plan énergétique. Par contre, dans un environnement où la ressource est abondante, on peut s'attendre à observer un gain de masse journalier plus élevé chez les subordonnés. Comme ils n'ont pas la priorité d'accès au site d'alimentation, ils vivent dans un environnement moins prévisible que celui des dominants, ils ont donc avantage à prévoir les périodes difficiles et à accumuler des réserves en conséquence malgré la menace de prédation masse-dépendante (Witter et Swaddle 1995).

Il semble, dans le cadre de l'étude actuelle, que les conditions expérimentales dans lesquelles les différents groupes ont évolué n'aient généré aucun des deux patrons ci-haut mentionnés. Il apparaît que ni le taux métabolique au repos, ni l'accès à la ressource aient été influencés par le statut social des individus. Cependant, si l'utilisation de l'hypothermie facultative n'a pas été affectée par le rang hiérarchique, il est clair qu'elle est apparue en réponse aux conditions environnementales auxquelles les animaux ont été soumises.

4.1 DÉPENSES ÉNERGÉTIQUES

4.1.1 EFFET DU RANG SOCIAL SUR LE MÉTABOLISME AU REPOS

En 1991, Swanson a publié la courbe de thermorégulation du junco ardoisé (Swanson 1991a). En analysant ses données, on note que le taux métabolique moyen, à -10°C, pour des individus au repos et acclimatés à l'hiver est environ 10% moins élevé que ce qui a été mesuré dans le cadre de la présente étude. Cette différence n'est pas surprenante, si l'on considère le fait que les oiseaux utilisés ici n'étaient pas dans des conditions de post-absorption. Également, il est à noter

que Swanson (1990b, 1991a, 1993) a démontré, chez cette espèce, une augmentation de la capacité thermogénique, avec la latitude, qui se manifeste par un taux métabolique plus élevé chez les individus vivant plus au nord. Les données de l'étude de Swanson (1991a) proviennent d'oiseaux capturés en Orégon, or cette région présente des hivers relativement plus doux que ceux du Québec. Les différences climatiques des deux régions géographiques pourraient donc aussi expliquer la différence de mesure.

Il apparaît dans le contexte expérimental actuel, que le rang social n'ait eu aucune influence significative sur le taux métabolique au repos. De façon similaire, dans une étude portant sur les coûts énergétiques d'un changement de statut social chez le junco ardoisé, Cristol (1995) n'a pas été en mesure de détecter de différence entre les TMR d'individus dominants et subordonnés. Cependant, même si ces résultats vont dans le même sens que ceux rapportés par la présente étude, ils sont à prendre avec précautions puisque les données de Cristol (1995) proviennent d'animaux venant de subir une prise de sang ce qui implique un facteur stress non-négligeable. Chez le junco ardoisé, les individus dominants sont généralement des mâles et sont de taille corporelle plus imposante (Balph 1977, Baker et Fox 1978, Ketterson et Nolan 1979, Ketterson 1979, Nolan et Ketterson 1983). Ainsi, si la taille influence le taux métabolique (figure 11), le sexe aurait pu avoir un effet significatif sur le TMR. Cependant, les oiseaux retenus pour cette section d'expérience, l'ont été en fonction de leur rang social. Le rapport des sexes était fortement déséquilibré et un chevauchement est apparu dans les tailles corporelles (pas d'effet significatif du sexe sur la longueur d'aile et la masse). Ces conditions étaient, malgré tout, convenables pour tester l'hypothèse du coût métabolique à la dominance. Si le fait d'être dominant implique un niveau d'activité ou de production hormonale plus élevée, la comparaison d'individus de taille semblable, mais de rang social différent, devrait laisser paraître cette différence.

Les études qui ont été en mesure de démontrer un coût énergétique à la dominance considèrent que le niveau d'activité supérieur et la production d'hormones androgènes (par exemple: la testostérone) des dominants sont à la base de cette dépense élevée d'énergie. Cependant, il faut prendre en note que ces projets ont été conduits dans des environnements relativement variables. Par exemple, Hogstad (1987) a travaillé avec la mésange boréale dans des conditions hivernales naturelles (les oiseaux étaient capturés sur le terrain et les mesures faites dans un laps de temps

relativement court). Roskaft *et al.* (1986) ont fait une partie de leurs expériences (mésange charbonnière) pendant l'hiver dans des conditions contrôlées semblables à celles de la présente étude et une autre partie (gobe-mouche noir) juste avant la période de reproduction. Ce dernier point risque évidemment d'influencer la production hormonale. Si l'on considère seulement les études en conditions hivernales, les résultats ne sont disponibles que pour les mésanges charbonnières et boréales. D'après Hegner et Wingfield (1987), le niveau d'agressivité et le taux de testostérone sont élevés chez les individus dominants d'un groupe lorsqu'ils vivent dans un système hiérarchique instable. Une fois le rang social établi, le taux hormonal revient à la normale. En automne, chez les mésanges charbonnières et boréales, les jeunes de l'année se dispersent et entrent en compétition avec les autres pour obtenir une place dans les groupes sociaux permanents d'hiver (Hegner et Wingfield 1987). Il est probable que ce phénomène déstabilise la hiérarchie préétablie puisque les nouveaux arrivants doivent s'intégrer au groupe. L'étude de Hogstad (1987) a été réalisée au début de l'hiver et bien que Silverin *et al.* (1984) aient noté plus tard dans la saison, que le statut social est indépendant du niveau hormonal chez cette espèce, il est possible que les oiseaux de Hogstad (1987) aient été étudiés durant une période où la rééquilibration sociale n'était pas terminée. L'étude de Hegner et Wingfield (1987) a démontré une différence en fonction du rang dans les concentrations de testostérone chez le moineau domestique, *Passer domesticus*, pendant la période d'établissement du rang hiérarchique. En fait, ils ont mesuré le taux d'hormones de leurs individus une semaine après la formation des groupes et ont démontré que cette différence n'était plus visible à partir de la troisième semaine. La partie de l'étude de Roskaft *et al.* (1986) portant sur les mésanges s'est déroulée en hiver dans des conditions très semblables à celles de Hegner et Wingfield (1987). Les oiseaux ont eu une semaine d'acclimatation, en milieu contrôlé, avant que les mesures de métabolisme soient enregistrées. Il est donc très probable que les taux métaboliques des oiseaux de Roskaft *et al.* (1986) aient été enregistrés durant une période de rééquilibration sociale. Dans ces conditions, il est envisageable qu'un coût énergétique à la dominance soit compris dans les résultats.

Chez le junco, Wingfield *et al.* (1987) ont démontré que, comme pour le moineau domestique, la différence dans le niveau de testostérone en fonction du rang social n'est détectable que durant le premier contact entre les individus. Une fois que la hiérarchie est établie, le taux hormonal reste faible et la cohésion sociale semble être maintenue autrement que par les affrontements. Des résultats semblables ont été rapportés par Holberton *et al.* (1989) et Rohwer et Wingfield (1981)

qui n'ont pas été en mesure de détecter d'effets significatifs du rang social sur le niveau de testostérone chez le junco et le bruant à face noire, *Zonotrichia querula*. Dans la présente étude, la stabilité du rang hiérarchique a toujours été évidente. Aussi, si le taux hormonal des dominants revient à la « normale » après un court laps de temps (une fois que le rang est établi), il se peut que la demande énergétique qu'il induit (que ce soit la production de testostérone ou le taux d'activité plus élevé des dominants) ne sera plus visible après cette période. Il est à noter que durant cette étude le rang hiérarchique enregistré le premier jour est toujours resté stable pour toute la durée de l'expérience (c'est-à-dire le même que celui des jours 2 ou 5). Également, il est à noter que durant les séances d'observations, plusieurs périodes d'inactivité de plus d'une demi-heure ont été enregistrées ce qui suggère qu'une fois que le rang est établi, les individus n'ont pas nécessairement besoin de contacts physiques continus pour maintenir la cohésion du groupe.

Par ailleurs, d'après l'étude de Feuerbacher et Prinzinger (1981), il semble que la testostérone ait un rôle à jouer dans la thermorégulation, entre autres, en induisant une température corporelle plus élevée durant la nuit. Ainsi, les oiseaux réduiraient leur niveau de testostérone durant l'hiver, en partie pour se permettre de diminuer davantage la température corporelle de nuit et économiser l'énergie. Ce qui évidemment réduit les coûts énergétiques de même que les possibilités de détecter une différence de métabolisme en fonction des rangs.

Ces éléments suggèrent, en accord avec Cristol (1995), que comme le genre *Junco* et le genre *Parus* vivent dans un contexte écologique différent, il est très probable que les implications de la dominance sociale chez ces espèces ne soient pas les mêmes. Aussi, il se peut qu'il existe un coût énergétique à la dominance, mais il apparaît que ce coût soit visible et détectable seulement pendant la formation des groupes, au moment où la stabilité sociale est précaire.

Un autre élément qui pourrait bien expliquer le fait qu'il n'y ait pas de différences entre dominants et subordonnés au niveau du TMR est un accès égal à la ressource. La présente étude n'a pas été en mesure de démontrer d'effets significatifs du rang sur le taux de visites aux mangeoires ou sur les variations de masses corporelles (tableaux 6, 7 et 8). Il semble en fait, que tous les individus, indépendamment de leur rang, aient eu un accès relativement semblable à la

ressource alimentaire, ce qui va à l'encontre des prédictions émises. Toutefois, il n'est pas impossible que le rang social ait quand même un effet sur le patron temporel de visites aux mangeoires. Par exemple, il se peut que les dominants visitent les mangeoires en premier suivis des subordonnés comme démontré par Ramenofski *et al.* (1992) chez cette espèce. Cependant, au total, il semble que tous les individus aient eu un accès relativement égal à la ressource. Un élément qui vient appuyer cette hypothèse est l'observation que la température ambiante n'a pas affecté le taux d'interactions agonistiques. En d'autres mots, l'agressivité n'augmente pas lorsqu'il fait plus froid et que les dépenses d'énergie, et donc les demandes en nourriture, sont plus importantes. Rohwer et Wingfield (1981) ont noté une hausse du taux d'agressivité chez le bruant à face noire avant et durant les tempêtes hivernales, ce qui contredit les résultats ci-haut mentionnés. Rogers *et al.* (1993) ont également noté une hausse du taux de corticostérone, une hormone indicatrice du niveau de stress, suite à une chute de neige chez le junco. Ces informations permettent de supposer que comme l'environnement immédiat des juncos était plutôt prévisible, le niveau de stress perçu est resté relativement faible et équivalent pour tous les individus d'un groupe. Dans de telles conditions, il n'est donc pas nécessaire d'entretenir un niveau d'agression, et une production hormonale élevée pour qu'un dominant conserve sa position sociale.

4.1.2 MÉTABOLISME ET TAILLE CORPORELLE

Le fait que l'on note une relation négative entre la taille (figure 11) ou la masse corporelle (figure 12) et le métabolisme spécifique n'est pas surprenant. Il est logique d'obtenir cette relation si l'on considère que le ratio surface/volume est moins élevé chez les gros individus. Ceci suggère qu'une grande taille corporelle, en plus de permettre d'accumuler plus de réserves, réduit la surface de contact avec l'air et donc les pertes de chaleur, ce qui donne un avantage aux individus de grande taille pour la thermorégulation. Cependant, un deuxième point est à considérer. Puisque les individus de grande taille ont plus d'espace d'accumulation et comme les graisses corporelles sont presque inactives sur le plan métabolique (Scott et Evans 1992), elles contribuent à accentuer l'effet de la masse si l'on considère le métabolisme en terme spécifique (métabolisme par unité de masse $\text{mlO}_2/\text{g/h}$). En d'autres mots, les animaux qui ont une grande quantité de tissus inactifs au plan métabolique voient la valeur de leur métabolisme spécifique réduite puisqu'elle est exprimée par unité de masse. D'ailleurs, si l'on regarde la relation entre la

taille ou la masse, avec le taux métabolique pour l'animal entier (TMR en mlO_2/h non corrigé pour la taille) elle s'avère non significative. Autrement dit, tous les individus ont une masse maigre équivalente.

C'est probablement ce phénomène qui explique pourquoi aucun effet significatif du rang social sur le gain et la perte de masse relative n'a pu être détecté. Par exemple, pour deux individus de masse différente, 16g et 24g. Si l'on calcule leur consommation d'oxygène à partir de l'équation de la droite présentée à la figure 12, on obtient $171,70\text{mlO}_2/\text{h}$ pour l'individu de 16g et $188,04\text{mlO}_2/\text{h}$ pour l'individu de 24g. Bien que le deuxième individu soit environ 35% plus gros, il a une dépense d'énergie d'environ seulement 9% plus élevée. Ceci est une relation allométrique typique. Dans ces conditions, si les individus dominants sont généralement plus gros, ils n'ont pas nécessairement une dépense d'énergie beaucoup plus élevée. Dans un contexte où le rang n'influence pas l'accès à la ressource et le taux d'engraissement journalier, il n'est pas surprenant qu'aucun effet du rang n'ait pu être détecté dans les variations de masse. Pour détecter un tel effet, il aurait été nécessaire d'avoir des différences de taille très marquées entre les rangs et un échantillonnage suffisant pour détecter une différence de l'ordre de 10%. Il faut se rappeler que dans le cadre de la présente étude, les tailles corporelles étaient très variables, c'est-à-dire que les longueurs d'ailes se chevauchaient en fonction des rangs sociaux (figure 8).

4.2 VARIATIONS DE MASSE ET VISITES AUX MANGEOIRES

4.2.1 MASSE

Les données enregistrées durant l'hiver 1997 semblent démontrer un bilan saisonnier d'accumulation des réserves corporelles neutre. Le gain de masse relatif journalier ($13\pm 4\%$) et la perte relative ($11\pm 3\%$) sont comparables aux données de Helms *et al.* (1967) qui ont calculé une accumulation de graisses journalière d'environ 12 à 17% en hiver chez le junco. Également Ketterson et Nolan (1978) ont évalué à 7,2%, les pertes de masse pour une nuit passée à une

température ambiante de 4°C chez cette espèce. La température ambiante moyenne de nuit pour 1997 était de $-4,1 \pm 5,4^{\circ}\text{C}$, ce qui explique fort probablement la plus grande perte de masse enregistrée dans le cadre de la présente étude.

Le fait que le ratio gains/pertes soit neutre ne supporte pas l'hypothèse de Lehtikainen (1987) selon laquelle les oiseaux sur-accumulent des réserves durant l'hiver. Cependant ce phénomène est logique dans le cas présent puisque les expériences ont été réparties de part et d'autre du pic hivernal de « conditions difficiles » (températures ambiantes minimales, durée des nuits maximales, etc.). Les données de cette étude ne permettent malheureusement pas d'explorer de manière fiable les variations de masses matinales, mais laissent toutefois présager un accroissement de cette masse, avant le « climax » hivernal tel que proposé par le modèle de Lehtikainen (1987).

D'après Rogers (1995), le junco ardoisé régulerait son niveau d'engraissement journalier selon une stratégie de type « répondeur » c'est-à-dire qu'il accumule des réserves en fonction du niveau de prévisibilité de la ressource et des variations à court terme de l'environnement. Les résultats de l'étude actuelle ne supportent pas complètement ces affirmations puisque le gain de masse relatif est presque indépendant des variations de températures ambiantes. Cela suggère que les oiseaux suivis durant cette étude ont plutôt adopté une autre stratégie. Bien qu'il soit impossible de valider cette affirmation à partir des résultats actuels, il est probable que la masse matinale chez les oiseaux suivis en 1997 ait effectivement augmenté durant la première partie de l'hiver. Cette condition laisse supposer que le junco, dans le cas présent, ait plutôt opté pour une stratégie de type « prédicteur » ou, à la limite de « répondeur-prédicteur ». Bien que l'étude de Rogers (1995) ait apporté plusieurs arguments en faveur de son hypothèse, il faut considérer le fait que son expérience a été réalisée dans le sud-ouest de la Colombie Britannique (Vancouver, températures ambiantes typiques pour la période de l'étude -3 à 12°C) avec des individus capturés localement. De plus, l'ensemble de l'expérimentation s'est échelonné sur une durée d'environ 10 jours. Il est à noter que Rogers (1995) a également appuyé ses dires avec des résultats, non publiés, d'une expérience d'une plus longue durée réalisée dans l'état du Wisconsin. Même si l'auteur semble baser son raisonnement sur des faits et des observations solides, cela n'exclut pas la possibilité qu'une espèce puisse adopter une autre stratégie dans des conditions différentes. La Colombie Britannique et le Wisconsin présentent tous deux des

climats hivernaux relativement plus doux que ce qui est observable au Québec durant cette saison. Bien que les oiseaux utilisés ici aient été capturés pendant la migration d'automne et qu'ils s'apprêtaient à passer un hiver dans un environnement plus clément, il n'est pas impossible qu'ils aient eu à changer de stratégie pour réguler leur niveau de réserves. Il faut considérer le fait que l'environnement expérimental dans lequel ces animaux ont évolué a pu faire varier leur perception de la disponibilité de la ressource. Par exemple, pour un oiseau impliqué dans une expérience donnée (5 jours), la hiérarchie sociale est stable et la disponibilité de la ressource également (dépendant du rang de l'individu). Cependant, après cinq jours, les groupes sont reformés et la hiérarchie est modifiée ce qui peut changer le statut de l'oiseau et donc son accès à la ressource. Après une session expérimentale, l'animal est placé en réserve avec un groupe plus grand (plus de 4 individus) et donc la disponibilité de la ressource risque d'être encore plus variable. Dans ces conditions, il peut être préférable d'utiliser une stratégie de type « prédicteur » c'est-à-dire sur-accumuler en prévision des périodes moins clémentes. Comme l'environnement devient de plus en plus difficile avec le changement de photopériode et la baisse graduelle de température ambiante l'animal accumule davantage, ce qui se traduit par une augmentation de la masse matinale avec le temps, tel que prédit par le modèle de Lehtikainen (1987).

4.2.2 EFFET DU RANG SOCIAL SUR LE TAUX DE VISITES AUX MANGEOIRES

Il est intéressant de constater un effet du rang social sur les durées moyennes et totales de visites à la mangeoire (tableaux 7 et 8). Le degré de variation dans les données n'a toutefois pas permis de séparer cet effet en fonction des rangs dans le cas de la durée moyenne (figure 16a) et n'a démontré une différence significative qu'entre les rangs 3 et 4 pour ce qui est de la durée totale (figure 16b). Cependant, pour cette dernière variable, il semble y avoir une tendance pour une durée totale de visite moins longue chez les individus de rangs sociaux extrêmes (rangs 1 et 4). Ce résultat ne rencontre aucune des prédictions émises. Il est difficile d'imaginer comment le statut hiérarchique peut produire un tel effet sur l'accès à la ressource. D'après la figure 16a, le temps moyen de visite est très variable et peut passer de quelques secondes à plus d'une minute, indépendamment du rang des individus. Il est logique de supposer que les contacts agressifs puissent stopper une séquence d'alimentation, ce qui pourrait expliquer les visites de courtes durées. Par exemple, un oiseau dominant qui doit défendre sa priorité d'accès pourrait voir la

durée de ses visites raccourcie en conséquence. D'un autre côté, un individu de rang inférieur, qui subit un nombre important d'attaques par jour, pourrait également voir la durée de ses visites réduite. Cependant, les données de masse indiquent un gain relatif journalier égal pour tous (tableau 4) et suggèrent que, malgré leur statut, tous les individus sont à même d'acquérir une quantité adéquate de réserves durant le jour. Deux études ont démontré que chez le junco les individus subordonnés s'alimentent « lorsqu'ils le peuvent » plutôt que « lorsqu'ils le veulent » (Ramenofski *et al.* 1992, Wiedemann et Rabenold 1987). Dans le cadre du projet actuel, il n'a pas été possible de vérifier la séquence temporelle d'alimentation en fonction du rang. Aussi, il est fort probable que, comme dans le cas des études sus-mentionnées, elle puisse expliquer pourquoi l'effet du rang, détecté dans les données de visites, ne se répercute pas sur les gains journaliers de masse. Une hypothèse alternative qui pourrait également expliquer ce phénomène est que comme le statut hiérarchique influence la durée totale de visites, il est possible que l'efficacité d'alimentation soit variable en fonction des circonstances. À plusieurs reprises, des cas d'occupation de la mangeoire sans activité d'alimentation ont été notés. On peut envisager qu'en moyenne la durée totale de visites à la mangeoire soit supérieure à ce qui est nécessaire pour acquérir le niveau de réserve visé. Même si certains individus présentent une durée totale de visites inférieure à d'autres, cela n'exclue pas le fait qu'ils aient quand même pu accumuler les réserves nécessaires à leurs besoins. Dans des conditions plus critiques, ces périodes d'inactivité au perchoir pourraient être éliminées pour ne conserver que celles où l'animal s'alimente réellement. On peut également supposer que les individus dominants ou subordonnés, qui présentent les niveaux minimum de durée totale de visite (figure 16b) sont simplement plus efficaces dans leur alimentation. En d'autres mots, ces oiseaux utilisent la totalité de leur temps à la mangeoire pour s'alimenter. Évidemment, il est possible que la réalité soit un mélange de ces possibilités selon les conditions du milieu.

Pour un rang donné, le nombre et la durée moyenne de visites est fonction du sexe (tableau 5). Sur l'ensemble de l'étude, c'est le seul cas où le sexe a une influence significative sur une variable autre que celles ayant trait à l'aspect physique. Encore ici, il faut considérer la variabilité des données. Pour le nombre de visites, l'effet du sexe n'a été détecté que pour le rang 1 (figure 16c) comparativement aux rangs 1 et 3 dans le cas de la durée moyenne de visites (figure 16d). Cependant, certaines tendances sont à considérer. Il apparaît que lorsqu'une femelle est dominante (rang 1), elle présente un nombre de visites plus élevé qu'un mâle de statut équivalent (figure 16c). Pour ce qui est des autres rangs (2, 3 et 4), il semble que les mâles aient une

fréquence de visites plus élevée. En ce qui a trait à la durée moyenne de visites, les femelles dominantes (rang 1 et 2) semblent avoir une durée de visites inférieure à celle des mâles de même rang (figure 16d), ce patron s'inversant pour les rangs suivants. Comme pour l'effet du rang discuté plus haut, il est difficile d'interpréter de façon objective ces résultats. Les données sont très variables et ne tiennent pas compte de la composition des groupes. En fait, dans certaines expériences, les groupes n'étaient formés que d'individus d'un même sexe. Également, dans les cas où, pour un groupe mixte une femelle était dominante, il est très probable qu'elle ait obtenu ce statut parce qu'elle faisait face à des mâles de plus petite taille corporelle. Aussi, pour ce qui est du nombre de visites, un seul commentaire peut être fait avec confiance. Comme les femelles occupaient généralement les rangs subordonnés (figure 10), il est possible que dans les cas où la formation d'un nouveau groupe leur permettait d'obtenir la dominance, elles aient perçu cette condition comme temporaire. Aussi, elles ont réagi par un taux de visites élevé de façon à profiter de la situation pour accumuler des réserves en prévision des conditions à venir. Cependant, cette interprétation reste dans le domaine de la spéculation. Pour ce qui est de la durée moyenne de visites, bien que l'effet du sexe soit significatif pour les rangs 1 et 3 (figure 16d), la signification biologique de cet effet n'est pas claire. Il est difficile d'imaginer une conséquence biologique à une différence de 2,2 secondes dans la durée moyenne d'une visite (différence en fonction des sexes pour le rang 1). Cela ne représente, appliqué à 150 visites par jour, que 5,5 minutes pour une journée, c'est-à-dire environ 9% du temps total moyen de visites (60 minutes pour le rang 1, figure 16b). Vu la variation enregistrée dans le temps total passé à la mangeoire, il apparaît qu'un écart de 9% soit plutôt négligeable. Par contre, le même calcul appliqué à l'écart enregistré au rang 3 représente une différence entre les sexes de 45% du temps total moyen passé à la mangeoire (80 minutes pour le rang 3, figure 16b). Dans ce cas, cette différence est beaucoup plus importante. Bien que ce dernier écart puisse avoir un effet sur l'accumulation des réserves, les raisons de cette différence restent cependant inconnues.

4.3 HYPOTHERMIE, RANG SOCIAL, VARIATIONS DE MASSE ET TEMPÉRATURE AMBIANTE

Selon les prédictions émises, le rang social ne devrait pas affecter le patron d'hypothermie dans des conditions de faible compétition et de ressources alimentaires abondantes. La prévisibilité de l'environnement permettrait aux individus dominants de réduire la menace de prédation associée à l'accumulation excessive de réserves corporelles. Les individus subordonnés, quant à eux,

devraient enmagasiner plus de réserves que les dominants, possiblement en réponse à un environnement moins prévisible puisqu'ils n'ont pas la priorité d'accès. Bien que les conditions expérimentales laissent prévoir ce type d'observations, les résultats ne démontrent aucun effet significatif du rang social sur les patrons de température corporelle (tableau 7) ou de variations relatives de masse (tableau 4).

Le fait que l'accumulation des réserves ne diffère pas en fonction du sexe ou du rang (tableau 4) suggère fortement que le niveau de disponibilité de la ressource alimentaire était prévisible et que cette prévisibilité n'était pas influencée par le rang social. En d'autres mots, il est possible que chaque individu d'un groupe ait été en mesure d'accumuler ses réserves, sans restriction, à un niveau journalier optimal pour sa taille. Dans ces conditions, pour une température ambiante donnée, puisque l'accumulation et la perte relative des réserves sont semblables pour tous, on peut supposer que le niveau relatif du déficit énergétique subit durant la nuit est similaire pour tous les individus parce qu'il n'est influencé que par la taille de l'animal et les conditions ambiantes. Ainsi, le patron d'hypothermie est indépendant du rang social. Cependant, dans de telles conditions, l'hypothermie est fonction de l'environnement de l'animal.

Tout comme pour la mésange boréale (Reinertsen et Haftorn 1983), la chute de température ambiante affecte significativement la profondeur d'hypothermie chez le junco (figure 17). Cependant, le gain de masse durant la journée, c'est-à-dire le niveau de réserves accumulées agit simultanément sur cet état physiologique (tableau 10). Cette dernière observation corrobore partiellement les données de Reinertsen et Haftorn (1984) qui ont démontré, toujours chez la mésange boréale, que la profondeur d'hypothermie est positivement corrélée à la masse au soir pour une température ambiante fixe. Ainsi, pour une température ambiante donnée, c'est la quantité de réserves qui influence le niveau d'hypothermie. Cependant, si la température ambiante et le gain de masse déterminent la profondeur d'hypothermie, il est intéressant de constater que la perte de masse, elle, est influencée par la température ambiante combinée à la profondeur d'hypothermie (tableau 8). On peut donc supposer que l'animal ajuste le niveau de léthargie en fonction des réserves accumulées durant le jour de même que de la température rencontrée pendant la période de jeûne. La profondeur d'hypothermie, et l'économie d'énergie qui en résulte, influence ainsi la quantité de réserves brûlées. Toutes ces variables sont donc étroitement reliées les unes aux autres.

D'après la relation entre la perte de masse et la température ambiante (figure 18), on peut présumer que l'hypothermie agit comme phénomène compensatoire. Les nuits les plus froides ne sont pas accompagnées d'une perte excessive de masse comparativement aux nuits plus chaudes. Cependant, cette compensation est incomplète. La relation entre la baisse moyenne de température corporelle et la température ambiante (figure 17) présente une pente inférieure à 1. Si l'on se fie à ces données, une baisse de température ambiante de 1°C correspond à une chute de température corporelle d'environ 0,06°C. Malgré l'économie d'énergie, il est donc normal d'enregistrer une perte de masse. Plus l'hypothermie est profonde, plus la perte de masse est importante. Ces deux variables fluctuent en fonction du gradient de température entre le corps de l'animal et l'air ambiant. En raison du seuil limite au refroidissement corporel, le gradient thermique continue d'augmenter avec la baisse de température ambiante. Haftorn (1972) a observé ce phénomène chez la mésange boréale et la mésange lapone, *Parus cinctus*.

Une question intéressante à aborder à partir des informations énoncées plus haut est la suivante: est-ce que les oiseaux accumulent des réserves durant le jour pour compenser la perte subie la nuit précédente ou en prévision des pertes à venir la nuit suivante? D'après Lilliendahl *et al.* (1996) la mésange charbonnière suit un patron d'engraissement constant. Cependant, si la perte de masse nocturne dépasse une certaine limite, l'oiseau accumule ses réserves de façon compensatoire, c'est-à-dire qu'il récupère la perte. Bednekof *et al.* (1994) ont noté, chez cette espèce, une augmentation de l'accumulation lorsque la température ambiante est imprévisible. Ils ont de plus observé que la perte de masse est indépendante de la température ambiante de nuit, ce qui est presque le cas présent avec le junco, et ils ont suggéré, d'après les propos de Kessel (1976), que cette espèce utilise la température ambiante durant le jour comme prédicteur des conditions nocturnes à venir. Les données présentées au tableau 9 démontrent que la relation entre le gain de masse le jour et la perte de masse la nuit suivante est beaucoup plus élevée que celle avec la perte de masse la nuit précédente. Cette observation est intéressante puisqu'elle porte à penser que les oiseaux sont en mesure de prévoir les conditions à venir à partir d'indices environnementaux détectables durant le jour (par exemple T_a de jour). Toutefois, cette interprétation est à prendre avec d'extrêmes précautions. Il faut rappeler que le gain de masse relatif était très faiblement affecté par la température ambiante de jour en conditions expérimentales, ce qui suppose que cette variable n'est considéré lors du comportement d'alimentation. Par ailleurs, le fait que le nombre moyen de visites par jour à la mangeoire soit positivement relié à la perte de masse la nuit précédente suggère plutôt que les oiseaux observés

aient été dans une position de récupération de l'énergie plutôt que de prédiction des dépenses à venir. Il faut également mentionner le fait qu'aucune des variables ayant trait aux visites aux mangeoires, que ce soit le nombre, la durée moyenne ou totale de visites, n'a été affectée par la température ambiante la nuit suivante. En d'autres mots, les conditions ambiantes à venir, aussi difficiles qu'elles puissent être, n'ont pas stimulé le taux de visites aux mangeoires.

Une façon alternative d'expliquer les résultats présentés au tableau 9 serait que la perte de masse nocturne est régulée en fonction de ce qui est disponible. Autrement dit, l'oiseau ajuste son niveau d'hypothermie en fonction des réserves accumulées durant le jour et de façon à passer la nuit sans brûler la totalité de ses réserves. Cet argument est en accord avec les observations de Rogers et Rogers (1990) qui ont démontré, chez le junco, que la perte de masse nocturne est reliée de façon positive à la masse au soir (les individus plus lourds perdent plus de masse et les moins lourds perdent moins de masse) lorsque la durée de la nuit et la température ambiante sont gardées constantes. Dans un tel contexte, il n'est pas impossible que le jour suivant une nuit très froide, et donc très coûteuse sur le plan énergétique, le taux d'accumulation des réserves soit motivé par une récupération des pertes subies la veille. Cette hypothèse va à l'encontre de l'idée de prédiction des conditions à venir.

Un élément de contradiction apparaît si l'on s'attarde aux relations entre le nombre ou la durée totale de visites et la perte de masse la nuit suivante ou précédente. En fait, pour le nombre de visites, une régression pas à pas a démontré que la perte de masse la nuit suivante est le seul facteur influençant significativement ce paramètre. Cependant, il faut noter le fait que cette analyse ramène le « n » de toutes les variables indépendantes à un niveau égal (dans le cas présent $n = 20$). Considérée séparément, la perte de masse la nuit précédente ($n = 21$) semble expliquer une proportion plus importante de la variation dans le nombre de visites que la perte de masse la nuit suivante ($n = 43$). Bien que cette différence soit non-significative, il reste néanmoins que la première relation repose sur un nombre de données moins important et a une force explicative supérieure. Toutefois, le phénomène inverse apparaît lorsque l'on considère la durée totale de visites aux mangeoires. Vu séparément, une seule des deux variables influence significativement la durée totale de visites, celle avec le plus grand échantillon, c'est-à-dire la perte de masse la nuit suivante (perte de masse la nuit précédente $n = 21$, perte de masse la nuit suivante $n = 43$). Contrairement aux arguments présentés plus haut, ces résultats semblent

globalement appuyer l'idée de la prévision des dépenses énergétiques à venir. Cependant, cela suppose que la température ambiante ne peut pas, du moins dans le cas présent, être considérée comme l'élément de prédiction.

Une interprétation simple et logique, faisant suite à l'ensemble de ces propos, serait de voir les variations de masse enregistrées comme une sur-accumulation des réserves, tel que proposé par Lehikoinen (1987), couplée à une régulation des dépenses en fonction des pertes de chaleur. Les données présentées plus haut semblent démontrer un bilan positif dans le ratio gains/pertes de masse. Également, la perte de masse la nuit précédente influence positivement le taux de visites à la mangeoire. Il est donc possible, si la température ambiante n'est pas l'élément indicateur des conditions à venir, que la perte subie la veille permette de prévoir la perte à venir. Cependant, la relation entre la perte de masse la nuit précédente et la perte la nuit suivante est non significative ($p = 0,57$). Dans ce cas, il est probable que le jour soit, en partie, une période de récupération des réserves et que l'animal ajuste son niveau d'hypothermie en fonction de l'énergie disponible au soir et des températures ambiantes rencontrées durant le jeûne nocturne. De par cette économie, l'oiseau est en mesure de réguler ses dépenses de nuit pour obtenir un bilan net positif et donc un gain de masse à long terme.

4.4 ÉCONOMIES D'ÉNERGIE RELATIVES À L'HYPOTHERMIE

Cette étude a permis de démontrer que l'utilisation de l'hypothermie facultative est indépendante du statut social chez le junco ardoisé, du moins dans un contexte expérimental. Aussi, tous les individus ont utilisé cette stratégie de façon à réaliser des économies importantes d'énergie. Qu'en serait-il sans l'hypothermie?

Si l'on considère un cas typique, un individu de 20g en hypothermie nocturne soumis à une température ambiante de -15°C . D'après l'analyse de la figure 17, une T_a de -15°C induit une baisse de température corporelle de $3,7^{\circ}\text{C}$. En utilisant cette valeur dans l'équation obtenue avec l'analyse présentée au tableau 8, on obtient une perte relative de masse de 13,7%, c'est-à-dire 2,7g. Chaplin *et al.* (1984) ont calculé une équation permettant de déduire, chez les oiseaux, le

pourcentage de réduction du métabolisme par degré de baisse de température corporelle (pendant l'hypothermie) en fonction de la masse. Cette équation prédit une réduction de 5,2% du taux métabolique par degré de baisse de température corporelle chez un individu de 20g, ce qui équivaut à une réduction métabolique de 19,2% ($5,2\%/^{\circ}\text{C} \times 3,7^{\circ}\text{C}=19,2\%$) dans le cas présent. Ce calcul suggère qu'en ayant recours à une hypothermie moyenne de $3,7^{\circ}\text{C}$ durant la nuit, l'oiseau ne dépense que 80,8% de l'énergie nécessaire pour garder une température corporelle stable à 42°C . Sans hypothermie, l'animal aurait brûlé 3,3g de lipides durant la nuit. Le recours à cette stratégie a donc entraîné une économie de 0,6g. À prime abord, cette valeur ne semble pas très élevée mais on peut apprécier l'importance de la perte de masse réelle et l'économie calculée si on les considère dans le contexte du gain de masse journalier. Durant une journée typique à -9°C (correspond à une nuit à -15°C , calculée selon la différence moyenne entre T_a de jour et T_a de nuit pour un jour donné), l'oiseau en question n'aurait accumulé que 2,6g de réserves (obtenu à partir du gain de masse relatif moyen calculé pour une journée à -9°C). Ce gain aurait été insuffisant pour couvrir la perte de 3,3g prévue en absence d'hypothermie. Bien qu'il n'est pas possible de savoir quelle est la capacité maximale d'engraissement durant la journée, et donc quelle est la taille maximale de réserves lipidiques disponibles pour couvrir les besoins métaboliques durant une nuit, ce calcul démontre néanmoins le rôle important que joue l'hypothermie dans l'équilibre énergétique en hiver. Il apparaît donc que le recours à l'hypothermie soit la stratégie clé permettant aux oiseaux de survivre aux conditions hivernales sur une base quotidienne.

4.5 RANG SOCIAL ET HYPOTHERMIE

Il est intéressant de constater un effet du rang social sur la profondeur d'hypothermie lorsque la température ambiante et le gain de masse relatif sont fixés statistiquement (figure 19). En effet, il semble que le statut de deuxième dominant (rang 2) ait présenté des profondeurs moyennes d'hypothermie plus importantes que les autres. Par contre, aucune interprétation biologique ne peut être donnée à cette observation. La dépression moyenne maximale de température corporelle présentée à la figure 19 est d'environ $0,045^{\circ}\text{C}$ (valeur maximale comprise dans l'écart type pour le rang 2). En se fiant à l'analyse présentée ci-haut, ce degré d'hypothermie entraîne une réduction de métabolisme d'environ 0,2%, ce qui semble négligeable. De plus, l'analyse des données de températures corporelles démontre que l'écart type moyen de la T_c de nuit, donc

durant l'hypothermie, est de 1,4°C pour 1997. C'est donc dire qu'une différence d'environ 0,02°C (différence la plus importante, entre les rangs 1 et 2) n'a aucune signification biologique puisqu'elle est sous le seuil de variation normal des données. Toutefois, il est important de souligner que le rang 1 a la variation résiduelle (écart type) la plus faible (figure 19). En d'autres mots, lorsque les effets de T_a et du gain de masse sont éliminés, il semble que les rangs subordonnés (rangs 2, 3 et 4) aient une température corporelle moins stable lors des épisodes d'hypothermie. Comme la T_c moyenne en hypothermie est semblable pour tous, cela semble indiquer que ces individus présentent plus de périodes de réchauffement corporel durant la nuit, ce qui suppose qu'il sont moins enclins à rester en léthargie pour de longues durées. Les raisons qui induisent cette réponse ne sont pas évidentes. Cependant, il est probable, même si tous les individus d'un groupe accumulent assez de réserves pour leurs besoins, que le niveau de stress, et donc de réponses aux stimuli environnementaux, soient variables en fonction des rangs. Par exemple, si un individu dominant est, de par son statut, en mesure d'obtenir les endroits les plus sécuritaires pour passer la nuit, il se peut que son patron d'hypothermie soit plus stable comparativement à un individu subordonné qui présentera des séquences de réchauffement régulières. Une analyse visant à explorer l'effet du rang sur le nombre de séquences de réchauffement par nuit a été tentée mais comme il est difficile d'établir objectivement ce qu'est un « plateau de réchauffement » dans les courbes de T_c , elle a été abandonnée. Il n'a donc pas été possible de tester cette hypothèse dans le cadre de la présente étude. Les causes exactes de l'effet du rang social sur cette variable sont donc inconnues.

CONCLUSION

Globalement, ce projet expérimental a démontré que dans les petits groupes sociaux de junco ardoisé où il existe un système hiérarchique linéaire fixe, les contraintes énergétiques résultantes des conditions hivernales ne varient pas en fonction du rang social. Relativement à leur taille corporelle, les individus dominants présentent un métabolisme au repos semblable à celui des autres oiseaux du groupe, infirmant ainsi l'idée du coût énergétique relié à la dominance. L'accès à la ressource, mesuré en nombre et en durée de visites, n'est pas limité par le statut des individus et le taux d'accumulation des graisses corporelles. De même, la perte de masse est influencée par les conditions environnementales mais est indépendante du rang. Il apparaît que durant l'année 1997, les individus suivis aient présenté un bilan gains/pertes de masse neutre, ce qui est en désaccord avec le modèle de Lehtikoinen (1987). Cependant, l'ensemble des expériences a été réparti sur tout l'hiver incluant ainsi les périodes d'augmentation et de réduction de la masse matinale (variation saisonnière) ce qui peut diluer l'effet potentiel et rendre invisible l'accumulation de réserves à long terme. La température ambiante n'a eu qu'un très faible impact sur les variations de masse journalières, ce qui contredit partiellement les observations de Rogers (1995). Cette contradiction suggère que les oiseaux ont la possibilité d'adapter leurs stratégies de gestion d'énergie selon les conditions dans lesquelles ils vivent et que cette adaptation peut se faire sur un court laps de temps. Par ailleurs, dans le contexte expérimental de l'étude, il semble que les oiseaux aient accumulé des réserves indépendamment des conditions ambiantes, de façon à récupérer la masse perdue la nuit précédente, et qu'ils aient géré leur utilisation de l'hypothermie en fonction de la quantité de lipides disponibles au soir de même que de la perte de chaleur encourue pendant la nuit. Ces données vont à l'encontre d'une idée véhiculée dans la littérature selon laquelle les oiseaux seraient en mesure de prévoir les conditions de nuit à partir de celles du jour et de réguler l'accumulation de leurs réserves à partir de ces prédictions (Kessel 1976, Bednekoff *et al.* 1994, Lilliendahl *et al.* 1996). Finalement, il a été démontré que l'hypothermie est un moyen efficace d'économie d'énergie utilisé par le junco ardoisé et que cette stratégie est fort probablement une prémisse de base à la survie de cette espèce dans l'environnement hivernal Québécois.

ANNEXE 1

CRITÈRES UTILISÉS POUR SEXER ET ÂGER LE JUNCO ARDOISÉ SELON PYLE *ET AL.* 1987

Critère N°1 Longueur d'aile

- de 68 à 74mm = femelle
- de 74 à 78mm = indéterminé
- de 78 à 83mm = mâle

Critère N°2 Forme de la pointe des rectrices

- carré = adulte
- pointu = juvénile

Critère N°3 Couleur de l'iris

- Brun rougeâtre à rouge foncé = adulte
- Gris brun à brun = juvénile

Critère N°4 Pourcentage de brun dans les plumes de la tête et de la gorge

- 0 à 15% = mâle adulte
- 15 à 40% = femelle adulte ou mâle juvénile
- plus de 50% = femelle juvénile

Critère N°5 Contraste entre les plumes de la couverture sus-alaire et les rémiges tertiaires.

- Rémiges tertiaires avec marge gris pâle ou brune ne contrastant pas avec la couleur de la marge des plumes de la couverture sus-alaire = adulte
- Rémiges tertiaires avec marge brune contrastant avec la couleur de la marge des plumes de la couverture sus-alaire (qui ont souvent une marge grise) = juvénile

Critère N°6 Couleur du bout des plumes de la couverture sus-alaire

- Sans bout pâle = adulte
- Avec bout pâle (parfois) = juvénile

Critère N°7 Aspect du bout des plumes de la couverture sus-alaire

- Bouffie = mâle
- Normal = femelle

Critère N°8 Proportion de blanc dans les plumes rectrices N°4

Attention: Ce critère a été développé à partir d'observations sur d'autres espèces de juncos. Il n'est pas toujours fiable chez le junco ardoisé.

- 0 à 25% = femelle juvénile
- 25 à 40% = femelle adulte
- plus de 40% = mâle adulte

Le sexe et l'âge de l'individu sont obtenus en combinant les observations indépendantes d'au moins deux personnes pour chacun de ces critères. Il se peut que des résultats contradictoires pour certains critères apparaissent, dans ces conditions le sexe ou l'âge sont déterminés comme étant celui se répétant le plus souvent dans les résultats. Si l'identification est trop ambiguë, l'animal est classé comme étant de sexe ou d'âge indéterminé.

ANNEXE 2

PROGRAMMES MACRO UTILISÉS POUR L'IDENTIFICATION ET LE CALCUL DE LA MASSE DES INDIVIDUS LORS DE LEURS VISITES AUX MANGEOIRES

L'identification et la masse des individus sont obtenues à partir du traitement de deux séries de données. Une provenant de l'enregistrement des masses par l'ordinateur branché à la balance (HH:MM:SS-00,00g), et l'autre provenant de l'appareil de décodage des puces (CODE-JJMMAA-HHMMSS). Deux programmes macros, fonctionnant en Excel, ont été spécialement conçus pour cette opération. Le traitement des données brutes se fait donc en deux temps.

-Première étape: calcul des moyennes avec la macro N°1

Ce programme fonctionne comme suit: il remonte les données de masses dans le temps (la colonne de données est traitée de bas en haut), fait la distinction entre une variation due à la visite d'un oiseau et celle due à l'environnement grâce à un algorithme préalablement choisi et calcule la moyenne des lectures pour une visite donnée. Une moyenne est ainsi calculée pour chaque visite mais également pour chaque période de « zéro ». Elle crée par la suite un fichier comportant les données suivantes (HH\MM\SS-00,00g-S_x-CV-DURÉE-n).

-Deuxième étape: identification des masses calculées avec la macro N°2

Ce programme a pour tâche d'associer les codes d'identification correspondants aux données de masse préalablement calculées. Il fonctionne de la façon suivante. Pour chaque masse, il balaie la série de données d'identification en recherchant les codes enregistrés à une heure comprise dans l'intervalle de temps entre le début et la fin de la visite correspondante. Il crée par la suite un fichier contenant les calculs des masses de même que les codes d'identifications (CODE-HHMMSS-00,00g-S_x-CV-DURÉE-n). C'est ce fichier qui est utilisé comme base de données pour les analyses.

Formules	Commentaires
Calcul_Moyenne (m)	
=ENTRER("Entrer le nom du fichier POIDS dont vous voulez calculer les moyennes. - IMPORT	Demande le nom du fichier contenant les POIDS à importer; propose le dernier nom
=ERREUR(2;Calcul_Moyenne)	Vérificateur d'erreur : si le nom du fichier POIDS entré n'existe pas = reposer la question
=SI(FichierPoids=FAUX;RETOUR())	Permet d'annuler l'ouverture d'un nouveau fichier POIDS en cliquant sur le bouton ANNULER
=OUVRIR(FichierPoids)	Ouvre la fenêtre contenant le fichier POIDS demandé
=DEFINIR.NOM("début_import";"L1C1")	Définit la position début_import. Permet de copier seulement les cellules contenant des données.
=SELECTIONNER("L1C1")	Sélectionne le coin supérieur gauche de la feuille (ligne 1 colonne 1)
=MODIFIER.SELECTION(4)	Sélectionne la dernière cellule de la colonne heure
=DEFINIR.NOM("fin_import";REFABS("LC(1)";SELECTION()))	Définit la position fin_import
=COPIER("début_import:fin_import")	Copie la sélection dans le presse-papiers (heure POIDS et POIDS)
=ACTIVER("MOYENNE2.XLS")	Active la fenêtre contenant le fichier de travail
=SELECTIONNER("L4C1")	Sélectionne le coin supérieur gauche en prévision du collage
=COLLAGE.SPECIAL(3;1;FAUX;FAUX)	Importe les informations (heure POIDS et POIDS) du fichier POIDS (valeurs seulement) d'où le collage spécial
=ACTIVER(FichierPoids)	Active la fenêtre contenant le fichier POIDS
=ENREGISTRER.SOUS(0)	Va permettre de fermer la fenêtre sans provoquer un message de "sauvegarder les modifications..."
=FERMER()	Ferme la fenêtre pour ne pas saturer la mémoire, les données sont maintenant copiées dans le fichier de travail
=SELECTIONNER("L4C2")	Positionne le curseur dans la première cellule de la colonne "POIDS"
=MODIFIER.SELECTION(4)	Sélectionne la dernière cellule de la colonne "POIDS" (la MACRO fonctionne à rebours)
=DEFINIR.NOM("fin_tri";REFABS("LC(8)";SELECTION()))	Définit la position fin_tri. Sera utile pour éliminer les lignes vides avant de copier les valeurs dans un nouveau fichier
=TANT.QUE(SELECTION()<>999)	Bouclage : vérifie pour le marqueur de fin de macro. Ce marqueur est dans une cellule "masquée"
Poids_Final=SELECTION()	Assigne une valeur à la variable Poids_Final. Cette assignation est nécessaire pour la comparaison des valeurs (POIDS)
= SELECTIONNER("L(-1)C")	Sélectionne le poids précédent
= TANT.QUE(ABS(Poids_Final-SELECTION())>3)	Bouclage : se déplace dans les données tant que la différence entre 2 mesures successives > 3 (TRANSITION)
Poids_Final=SELECTION()	Assigne une valeur à la variable Poids_Final. Transfer de variable nécessaire à la comparaison des valeurs (POIDS)
= SELECTIONNER("L(-1)C")	Sélectionne le poids précédent
= SUIVANT()	Recommence la boucle
= DEFINIR.NOM("poids_final";REFABS("L(1)C";SELECTION()))	Définit la position correspondant au "poids final". N.B. nous venons de sortir d'une transition
Nouveau_Poids=SELECTION()	Assigne une valeur à la variable de comparaison Nouveau_Poids
= SELECTIONNER("L(-1)C")	Sélectionne le poids précédent
= TANT.QUE(ABS(Nouveau_Poids-SELECTION())<=3)	Bouclage : les calculs sont effectués sur l'ensemble des données consécutives dont la différence est inférieure ou égale à 3
Nouveau_Poids=SELECTION()	Assigne une valeur à la variable de comparaison Nouveau_Poids
= SELECTIONNER("L(-1)C")	Sélectionne le poids précédent
= SUIVANT()	Recommence la boucle
= SI(NB(poids_final;REFABS("L(1)C";SELECTION()))>2)	Vérifie qu'un minimum de 3 données seront utilisées dans le calcul de la moyenne et de l'écart-type
= DEFINIR.NOM("poids_initial";REFABS("L(1)C";SELECTION()))	Définit la position correspondant au "poids initial". Opération nécessaire pour les calculs
= DEFINIR.NOM("temps_initial";REFABS("L(1)C(-1)";SELECTION()))	Définit la position correspondant au "temps initial". Opération nécessaire pour les calculs
= DEFINIR.NOM("temps_final";REFABS("LC(-1)";poids_final))	Définit la position correspondant au "temps final". Opération nécessaire pour les calculs
Temps_Initial=(!temps_initial)	Assigne une valeur à la variable Temps_Initial
Temps_Final=(!temps_final)	Assigne une valeur à la variable Temps_Final
= POSER.VALEUR(Moyenne_poids;MOYENNE(!poids_initial:poids_final))	Calcul la moyenne des poids
= POSER.VALEUR(Etype_poids;ECARTYPE(!poids_initial:poids_final))	Calcul l'écart-type des poids
= SI(Nouveau_Poids<SELECTION()<3.1)	Vérifie si les calculs sont effectués sur une ligne de base (tare)
= SI(NB(poids_initial:poids_final)>20)	Vérifie si 20 points ou plus sont utilisés pour les calculs
= DEFINIR.NOM("temps_initial";REFABS("L(-19)C(-1)";poids_final))	Redéfinit la position correspondant au "temps initial". La ligne de base ne doit contenir que les 20 dernières mesures
Temps_Initial=(!temps_initial)	Assigne une nouvelle valeur à la variable Temps_Initial
= MOYENNE(poids_final;DECALER(!poids_final;-19;:))	Recalcule la moyenne des poids
= ECARTYPE(poids_final;DECALER(!poids_final;-19;:))	Recalcule l'écart-type des poids
= FIN.SI()	Fin de condition
= FIN.SI()	Fin de condition
= Temps_Final-Temps_Initial	Calcul la durée de la mesure du poids moyen
= MEDIANE(!temps_initial:temps_final)	Calcul la valeur du temps médian pour la période de mesure
= FORMULE(Moyenne_poids;DECALER(!temps_initial;0;2))	Inscrit la valeur de la moyenne dans la sélection actuelle
= FORMULE(Etype_poids;DECALER(!temps_initial;0;3))	Inscrit la valeur de l'écart-type dans la sélection actuelle
= SI(Moyenne_poids<>0)	Vérifie si la valeur du poids moyen est de zéro* (0)
= FORMULE(ABS(Etype_poids/Moyenne_poids);DECALER(!temps_initial;0;4))	Inscrit la valeur du coefficient de variation dans la sélection actuelle (Ne pas faire * 100 car résultat en format pourcentage!!!)
= FIN.SI()	Fin de condition
= FORMULE(Temps_Initial;DECALER(!temps_initial;0;5))	Inscrit la valeur du Temps Initial considéré pour le calcul du poids moyen

= FORMULE(Durée;DECALER(Items_initial;0;6))	Inscrit la valeur de la durée dans la sélection actuelle
= FORMULE(Mediane_durée;DECALER(Items_initial;0;7))	Inscrit la valeur du temps médian dans la sélection actuelle
= FORMULE(NB(Temps_Initial;Temps_Final);DECALER(Items_initial;0;8))	Inscrit le nombre de points utilisés pour les calculs dans la sélection actuelle
= SI(Nouveau_Poids>SELECTION()+2,1)	Si nous mesurons une ligne de base, il n'est pas nécessaire de connaître le temps final
= FORMULE(Temps_Final;DECALER(Items_initial;0;9))	Inscrit la valeur du Temps Final. Sera nécessaire dans la recherche du RID de la macro ORDRE.XLS
= FIN.SI()	Termine la boucle conditionnelle
= FIN.SI()	Termine la boucle conditionnelle
=SUIVANT()	Recommence la boucle
=SELECTIONNER(Idébut_tri_copie;fin_tri)	Sélectionne la zone contenant les valeurs calculées : poids moyen, etc
=TRIER(1;"LC(3)";1;;;;0;1;FAUX)	Tri les données. Cette opération à pour but d'éliminer les lignes blanches entre les données calculées
=SELECTIONNER(DECALER(début_tri_copie;0;6))	Positionne le curseur à la dernière colonne des valeurs calculées
=MODIFIER.SELECTION(4)	Positionne le curseur à la dernière ligne contenant des valeurs calculées
=SELECTIONNER("LC(1)")	Sélectionne la colonne contenant les heures de fin de mesure (pour le calcul des moyennes)
=DEFINIR.NOM("fin_copie")	Défini la position fin_copie.
=COPIER(Idébut_tri_copie;fin_copie)	Copie la sélection dans le presse-papiers (l'ensemble des valeurs calculées)
=NOUVEAU.DOCUMENT(1)	Ouvre un nouveau document
=COLLER()	Copie le contenu du presse-papiers
=ENTRER("Entrer le nom sous lequel vous désirez conserver le fichier contenant les moyennes")	Demande un nom pour le fichier à conserver (propose le nom du fichier d'origine)
=SI(Nom=FAUX;RETOUR())	Permet d'annuler la sauvegarde d'un nouveau fichier en cliquant sur le bouton ANNULER
=ENREGISTRER.SOUS(Nom;1;)	Enregistre le document sous le nom fourni. Pour poursuivre la macro sans sauvegarder, cliquez sur ANNULER
=FERMER()	Ferme le document
=SELECTIONNER(Idébut;fin_tri)	Sélectionne l'ensemble des valeurs sur la feuille de travail
=EFFACER(3)	Efface ces valeurs
=SELECTIONNER(Idébut)	Se positionne dans la cellule début
=RETOUR()	Fin de la macro

=	COPIER(HRID;REFABS("LC(-5)";heure_poids_début))	Copie la variable HRID à sa position correcte
=	COPIER(RID;REFABS("LC(-4)";heure_poids_début))	Copie la variable RID à sa position correcte
=	DEFINIR.NOM("heure_RID";REFABS("L(1)C";heure_RID))	Décale la position heure_RID une ligne vers le bas
=	DEFINIR.NOM("heure_poids_début";REFABS("L(1)C";heure_poids_début))	Décale la position heure_poids_début une ligne vers le bas
=	DEFINIR.NOM("heure_poids_fin";REFABS("L(1)C";heure_poids_fin))	Décale la position heure_poids_fin une ligne vers le bas
	HRID=(heure_RID)	Reinitialise la variable heure_RID
	HPOIDS=(heure_poids_début)	Reinitialise la variable heure_poids_début
	HPOIDSFIN=(heure_poids_fin)	Reinitialise la variable heure_poids_fin
=	SINON()	Si l'heure RID est plus grande que l'heure POIDS finale, il faut rechercher une autre heure POIDS finale
=	TANT.QUE(HPOIDSFIN<HRID)	Recherche une heure POIDS finale plus grande ou égale à l'heure RID
=	SI(HPOIDSFIN="stop";ATTEINDRE(Transcription))	Vérifie si nous sommes à la fin des données de la variable HPOIDSFIN
=	DEFINIR.NOM("heure_poids_fin";REFABS("L(1)C";heure_poids_fin))	Décale la position heure_poids_fin une ligne vers le bas
	HPOIDSFIN=(heure_poids_fin)	Reinitialise la variable heure_poids_fin
=	SUIVANT()	Fin de la recherche
=	DEFINIR.NOM("heure_poids_début";REFABS("LC(-4)";heure_poids_fin))	Décale la position heure_RID une ligne vers le bas
	HPOIDS=(heure_poids_début)	Reinitialise la variable heure_poids_début
=	FIN.SI()	Fin du branchement logique (comparaison entre l'heure de la mesure du RID et l'heure de la mesure finale du poids)
=	FIN.SI()	Fin du branchement logique (comparaison entre l'heure de la mesure du RID et l'heure de la mesure du poids)
=	SUIVANT()	Fin de la vérification du contenu de la variable HPOIDS (doit différer de "")
=	COPIER(Idébut_effacement;fin_ordre)	Copie la sélection dans le presse-papiers (l'ensemble des valeurs calculées et mis en ordre)
=	NOUVEAU.DOCUMENT(1)	Ouvre un nouveau document
=	COLLER()	Copie le contenu du presse-papiers
=	ENTRER("Entrer le nom sous lequel vous désirez conserver le fichier contenant les moyennes et les")	Demande un nom pour le fichier à conserver (propose le nom du fichier d'origine)
=	SI(Nom=FAUX;RETOUR())	Permet d'annuler la sauvegarde d'un nouveau fichier en cliquant sur le bouton ANNULER
=	ENREGISTRER.SOUS(Nom;1;)	Enregistre le document sous le nom fourni. Pour poursuivre la macro sans sauvegarder, cliquez sur ANNULER
=	FERMER()	Ferme le document
=	SELECTIONNER(Idébut_effacement;fin_effacement)	Sélectionne l'ensemble des valeurs sur la feuille de travail
=	EFFACER(3)	Efface ces valeurs
=	SELECTIONNER(\$A\$1)	Se positionne dans la cellule début (coin supérieur gauche de la feuille)
=	RETOUR()	Fin de la macro

Formules	Commentaires
Mise en ordre (o)	
=ENTRER("Entrer le nom du fichier contenant les poids moyens et autres statistiques déterminées av	Demande le nom du fichier à importer; propose le dernier nom fourni
=ERREUR(2;Mise en ordre)	Vérificateur d'erreur : si le fichier n'existe pas, le système repose la question
=SI(FichierPoidsMoyen=FAUX;RETOUR())	Permet d'annuler l'ouverture d'un nouveau fichier POIDS MOYEN en cliquant sur le bouton ANNULER. Arrête l'exécution de la macro
=OUVRIR(FichierPoidsMoyen)	Ouvre la fenêtre contenant le fichier POIDS MOYEN demandé
=COPIER("ORDRE2.XLSimport_moyennes")	Copie l'ensemble des données directement dans la feuille Mise en ordre de la fenêtre ORDRE.XLS. IMPORTANT - tel qu'écrite, la commande sous-entend que
=ENREGISTRER.SOUS(0)	Va permettre de fermer la fenêtre sans provoquer un message de "sauvegarder les modifications..."
=FERMER()	Ferme la fenêtre pour ne pas saturer la mémoire, les données sont maintenant copiées dans le fichier de travail
=SELECTIONNER("import moyennes")	Sélectionne le coin supérieur gauche de la plage contenant les données du fichiers Poids moyen
=MODIFIER.SELCTION(4)	Sélectionne la dernière ligne de cette plage
=DEFINIR.NOM("fin_ordre";REFABS("LC(7)";SELECTION()))	Définit la position fin_ordre. Opération nécessaire pour l'exportation des valeurs mises en ordre (sauvegarde d'un nouveau fichier)
=FORMULE("stop";REFABS("L(1)C";fin_ordre))	Positionne un repère d'arrêt
=DEFINIR.NOM("heure_RID";REFABS("L(2)C(-2)";SELECTION()))	Définit la position heure_RID. Opération nécessaire pour l'importation des valeurs
=DEFINIR.NOM("valeur_RID";REFABS("L(2)C(-1)";SELECTION()))	Définit la position valeur_RID. Opération nécessaire pour copier les valeurs
=ENTRER("Entrer le nom du fichier RID à mettre en ordre";2;"Nom du fichier RID";FichierRID;)	Demande le nom du fichier contenant les RID à importer; propose le dernier nom fourni
=ERREUR(2;ATTEINDRE(FichierRID))	Vérificateur d'erreur : si le nom du fichier RID entré n'existe pas, le système repose la question
=SI(FichierRID=FAUX;RETOUR())	Permet d'annuler l'ouverture d'un nouveau fichier RID en cliquant sur le bouton ANNULER. Arrête l'exécution de la macro
=OUVRIR(FichierRID)	Ouvre la fenêtre contenant le fichier RID demandé
=SELECTIONNER("L1C1")	Sélectionne le coin supérieur gauche de la feuille de calcul
=MODIFIER.SELCTION(4)	Sélectionne la dernière ligne contenant des données
=DEFINIR.NOM("fin_RID")	Définit la position fin_RID. Opération nécessaire pour copier correctement les RID
=DEFINIR.NOM("fin_heure_RID";REFABS("LC(2)";fin_RID))	Définit la position fin_heure_RID. Opération nécessaire pour copier correctement les heures RID
=COPIER("L1C1:fin_RID";ORDRE2.XLSvaleur_RID)	Copie les RID dans la colonne appropriée de la feuille Mise en ordre. Les formats sont également copiés
=COPIER("L1C3:fin_heure_RID";ORDRE2.XLSheure_RID)	Copie les heures RID dans la colonne appropriée de la feuille Mise en ordre. Les formats sont également copiés
=ENREGISTRER.SOUS(0)	Va permettre de fermer la fenêtre sans provoquer un message de "sauvegarder les modifications..."
=FERMER()	Ferme la fenêtre pour ne pas saturer la mémoire, les données sont maintenant copiées dans le fichier de travail
=SELECTIONNER("heure_RID")	Sélectionne le coin supérieur gauche de la plage de données des heures RID
=MODIFIER.SELCTION(4)	Sélectionne la dernière ligne contenant des données
=DEFINIR.NOM("fin_effacement";REFABS("LC(9)";SELECTION()))	Définit la position fin_effacement. Opération nécessaire lors de l'effacement des données. Permet de retrouver une feuille de travail vierge
=DEFINIR.NOM("heure_poids_début";"L4C6")	Définit la position heure_poids_début. Opération nécessaire pour initialiser la variable HPOIDS. Position variable, doit être initialisée en début de macro
=DEFINIR.NOM("heure_poids_fin";"L4C10")	Définit la position heure_poids_fin. Opération nécessaire pour le fonctionnement de la boucle de recherche du RID
HRID=(heure_RID)	Initialise la variable HRID
HPOIDS=(heure_poids_début)	Initialise la variable HPOIDS
HPOIDSFIN=(heure_poids_fin)	Initialise la variable HPOIDSFIN
=SELECTIONNER("L1C1")	Positionne le curseur de façon à montrer le haut de la feuille (pour des raisons d'esthétique)
=TANT.QUE(HPOIDS<>"")	Vérifie si nous sommes à la fin des données de la variable HPOIDS
= SI(HRID="";ATTEINDRE(Transcription))	Vérifie si nous sommes à la fin des données de la variable HRID
= TANT.QUE(HPOIDSFIN="")	Vérifie si nous avons une tare ou un poids d'oiseau. L'absence d'heure de fin de pesée indique une tare
= SI(HPOIDSFIN="stop";ATTEINDRE(Transcription))	Vérifie si nous sommes à la fin des données de la variable HPOIDSFIN
= DEFINIR.NOM("heure_poids_fin";REFABS("L(1)C";heure_poids_fin))	Redéfinit la position heure_poids_fin aussi longtemps que nécessaire en la décalant une ligne vers le bas
HPOIDSFIN=(heure_poids_fin)	Reinitialise la variable HPOIDSFIN
= SUIVANT()	Fin de la vérification d'une tare ou d'un poids d'oiseau
= DEFINIR.NOM("heure_poids_début";REFABS("LC(-4)";heure_poids_fin))	Redéfinit la position heure_poids_début
HPOIDS=(heure_poids_début)	Reinitialise la variable HPOIDS
= SI(HRID=HPOIDS)	Première condition de branchement : égalité entre les heures POIDS et RID
= DEFINIR.NOM("valeur_RID";REFABS("LC(1)";heure_RID))	Définit la position valeur_RID. Opération nécessaire au transfert adéquat des données
RID=(valeur_RID)	Initialise la variable RID
= COPIER(HRID;REFABS("LC(-5)";heure_poids_début))	Copie la variable HRID à sa position correcte
= COPIER(RID;REFABS("LC(-4)";heure_poids_début))	Copie la variable RID à sa position correcte
= DEFINIR.NOM("heure_RID";REFABS("L(1)C";heure_RID))	Décale la position heure_RID une ligne vers le bas
= DEFINIR.NOM("heure_poids_début";REFABS("L(1)C";heure_poids_début))	Décale la position heure_poids_début une ligne vers le bas
= DEFINIR.NOM("heure_poids_fin";REFABS("L(1)C";heure_poids_fin))	Décale la position heure_poids_fin une ligne vers le bas
HRID=(heure_RID)	Reinitialise la variable heure_RID
HPOIDS=(heure_poids_début)	Reinitialise la variable heure_poids
HPOIDSFIN=(heure_poids_fin)	Reinitialise la variable heure_poids_fin
= SINON.SI(HRID<HPOIDS)	Second branchement logique : HRID < HPOIDS. Il faut donc rechercher une heure RID convenable (i.e. >= HPOIDS)
= TANT.QUE(HRID<HPOIDS)	Vérifie si l'heure RID est inférieure à l'heure POIDS
= SI(HRID="";ATTEINDRE(Transcription))	Vérifie si nous sommes à la fin des données de la variable HPOIDSFIN
= DEFINIR.NOM("heure_RID";REFABS("L(1)C";heure_RID))	Décale la position début_heureRID une ligne vers le bas
HRID=(heure_RID)	Reinitialise la variable début_heureRID
= SUIVANT()	Fin de la vérification
= SINON()	Dernier branchement logique : HRID > HPOIDS
= SI(HRID<=HPOIDSFIN)	Vérifie si l'heure RID est inférieure à l'heure POIDS finale
= DEFINIR.NOM("valeur_RID";REFABS("LC(1)";heure_RID))	Définit la position début_RID_import. Opération nécessaire au transfert adéquat des données
RID=(valeur_RID)	Initialise la variable RID

BIBLIOGRAPHIE

- Abacus Concepts. 1989. Super Anova, accessible general linear modeling. Abacus Concepts, Inc., Berkeley, CA.
- Appleby, M.C. 1983. The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour*. 31: 600-608.
- Baker, M.C., Fox, S. F. 1978. Dominance, survival and enzyme polymorphism in dark-eyed juncos, *Juncos hyemalis*. *Evolution*. 32: 697-711.
- Bakken, G.S., Murphy, M.T., Erskine, D.J. 1991. The effect of wind and air temperature on metabolism and evaporative water loss rates of dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*: a standard operative temperature scale. *Physiological Zoology*. 64: 1023-1049.
- Balph, M.H. 1977. Winter social behaviour of dark-eyed juncos: communication, social organization, and ecological implications. *Animal Behaviour*. 25: 859-884.
- Bartholomew, G.A., Vleck, C.M., Butcher, T.L. 1983. Energy metabolism and nocturnal hypothermia in two tropical frugivores, *Manacus vitellinus* and *Pipra mantalis*. *Physiological Zoology*. 56: 370-379.
- Bednekoff, P.A., Biebach, H., Krebs, J.R. 1994. Great tit fat reserves under unpredictable temperatures. *Journal of Avian Biology*. 25: 156-160.
- Bednekoff, P.A., Houston, A.I. 1994. Optimizing fat reserves over the entire winter: a dynamic model. *Oikos*. 71: 408-415.
- Beletsky, L.D., Gori, D.F., Freeman, S., Wingfield, J.C. 1995. Testosterone and polygyny in birds. *Current Ornithology*. 12: 1-41.
- Blem, C.R. 1975. Geographic variation in wing-loading of the house sparrow. *Wilson Bulletin*. 87: 543-549.
- Blem, C.R. 1976. Pattern of lipid storage and utilization in birds. *American Zoologist*. 16: 671-684.

- Blem, C.R. 1990. Avian energy storage. *Current Ornithology*. 7: 59-113.
- Blem, C.R., Shelor, M.H. 1986. Multiple regression analyses of midwinter fasting of the white-throated sparrow. *Canadian Journal of Zoology*. 64: 2405-2411.
- Bower, E.B., Helms, C.W. 1967. Seasonal variation in fatty acids of the slate-colored junco (*Junco hyemalis*). *Physiological Zoology*. 41: 157-168.
- Bryant, D.M., Newton, A.V. 1994. Metabolic costs of dominance in dippers, *Cinclus cinclus*. *Animal Behaviour*. 48: 447-455.
- Buttemer, W.A. 1985. Energy relation of winter roost-site utilization by american goldfinches (*Carduelis tristis*). *Oecologia*. 68: 136-132.
- Caraco, T. 1979. Time budgeting and group size: a test of theory. *Ecology*. 60: 618-127.
- Chaplin, S.B. 1974. Daily energetics of the black-capped chickadee, *Parus atricapillus*, in winter. *Journal of Comparative Physiology*. 89: 321-330.
- Chaplin, S.B. 1976. The physiology of hypothermia in the black-capped chickadee, *Parus atricapillus*. *Journal of Comparative Physiology B*. 112: 335-344.
- Chaplin, S.B. 1982. The energetic significance of huddling behavior in common bushtit (*Psaltirparus minimus*). *Auk*. 99: 424-430.
- Chaplin, S.B., Diesel, D.A., Kasparie, J.A. 1984. Body temperature regulation in red-tailed hawks and great horned owls: response to air temperature and food deprivation. *Condor*. 86: 175-181.
- Conover, W.J., Iman, R.L. 1981. Rank transformations as a bridge between parametric and nonparametric statistics. *American Statistician*. 35: 124-129.
- Craig, J.L., Stewart, A.M., Brown, J.L. 1982. Subordinates must wait. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 60: 275-280.
- Cristol, D.A. 1995. Cost of switching social groups for dominant and subordinate dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 37: 93-101.

- Cristol, D.A., Nolan Jr., V., Ketterson, E.D. 1990. Effect of prior residence on dominance status of dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*. *Animal Behaviour*. 40: 580-586.
- Crompton, A.W., Taylor, C.R., Jagger, J.A. 1978. Evolution of homeothermy in mammals. *Nature*. 272: 333-336.
- Dawson, W.R., Marsh, R.L. 1986. Winter fattening in the american goldfinch and the possible role of temperature in its regulation. *Physiological Zoology*. 59: 357-368.
- Dufty, A.M. 1989. Testosterone and survival: a cost of agressiveness? *Hormones and Behavior*. 23: 185-193
- Ekman, J. 1990. Alliances in winter flocks of willow tits ; effects of rank on survival and reproductive success in male-female associations. *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 26: 239-245.
- Ekman, J. Lilliendahl, K. 1993. Using priority to food access: fattening strategies in dominance-structured willow tit (*Parus montanus*) flocks. *Behavioral Ecology*. 4: 233-238.
- Ekman, J.B., Askenmo, C.E.H. 1984. Social rank and habitat use in willow tit groups. *Animal Behaviour*. 32: 508-514.
- Evans, P.R. 1969. Winter fat deposition and over-night survival of yellow bunting (*Emberiza citrinella*). *Journal of Animal Ecology*. 38: 415-423.
- Feuerbacher, I., Prinzinger, R. 1981. The effects of the male sex-hormone testosterone on body temperature and energy metabolism in male japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Comparative Biochemistry and Physiology*. 70A: 247-250.
- Fretwell, S.D. 1969. Dominance behaviour and winter habitat distribution in juncos (*Junco hyemalis*). *Bird-Banding*. 40: 1-83.
- Grubb, T.C. Pravosudov, V. V. 1994. Toward a general theory of energy management in wintering birds. *Journal of Avian Biology*. 25: 255-260.
- Haftorn, S. 1972. Hypothermia of tits in the arctic winter. *Ornis Scandinavica*. 3: 153-166.

- Haftorn, S. 1989. Seasonal and diurnal body weight variation in titmice, based on analyses of individual birds. *Wilson Bulletin*. 101: 217-235.
- Hänssler, I., Prinzing, R. 1978. The influence of the sex-hormone testosterone on body temperature and metabolism of the male japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Experientia*. 35: 509-510.
- Hegner, R.E. 1985. Dominance and anti-predator behaviour in blue tits (*Parus caeruleus*). *Animal Behaviour*. 33: 762-768.
- Hegner, R.E., Wingfield, J.C. 1987. Social status and circulating levels of hormones in flocks of house sparrows, *Passer domesticus*. *Ethology*. 76: 1-14.
- Heller, H.G. 1989. Sleep, hypometabolism, and torpor in birds. *in* Physiology of cold adaptations in birds. 231-245.
- Helms, C.W. 1968. Food, fat and feathers. *American Zoologist*. 8: 151-167.
- Helms, C.W., Aussiker, W.H., Bower, E.B., Fretwell, S.D. 1967. A biometric study of major body components of the slate-colored junco, *Junco hyemalis*. *Condor*. 69: 560-578.
- Helms, C.W., Drury, W.H. 1960. Winter and migratory weight and fat: field studies on some North American buntings. *Bird-banding*. 31: 1-40.
- Hogstad, O. 1987. It is expensive to be dominant. *Auk*. 104: 333-336.
- Hogstad, O. 1989. Social organisation and dominance behaviour in some *Parus* species. *Wilson Bulletin*. 101: 254-262.
- Holberton, R.L., Able, K.P., Wingfield, J.C. 1989. Status signaling in dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*: plumage manipulation and hormonal correlates of dominance. *Animal Behaviour*. 37: 681-689.
- Holmes, R.T. 1976. Body composition, lipid reserve and caloric densities of summer birds in a northern deciduous forest. *American Midland Naturalist*. 96: 281-290.
- Houston, A.I., McNamara, J.M. 1993. A theoretical investigation of the fat reserves and mortality levels of small birds in winter. *Ornis Scandinavica*. 24: 205-219.

- Kessel, B., 1976. Winter activity patterns of black-capped chickadees in interior Alaska. *Wilson Bulletin*. 88: 36-61.
- Ketterson, E.D. 1979. Aggressive behaviour in wintering dark eyed juncos: determinant of dominance and the possible relation to geographic variation in sex ratio. *Wilson Bulletin*. 91: 371-383.
- Ketterson, E.D., Nolan, V. 1978. Overnight weight loss in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Auk*. 95: 755-758.
- Ketterson, E.D., Nolan, V. 1979. Seasonal, annual, and geographic variation in sex ratio in wintering population of dark-eyed Juncos (*Junco hyemalis*). *Auk*. 96: 532-536.
- Ketterson, E.D., Nolan, V. 1983. The evolution of differential bird migration. *Current Ornithology*. 1: 357-402.
- Kikkawa, J. 1980. Winter survival in relation to dominance classes among silvereyes *Zosterops lateralis chlorocephala* of heron island, Great Barrier Reef. *Ibis*. 122: 437-446.
- King, J.R. 1972. Adaptive periodic fat storage by birds. *Proceedings of the XVth international ornithological congress*. ed. K.H. Voous. pp. 200-217. E.J. Brill. Netherlands.
- King, J.R., Farner, D.S. 1966. The adaptive role of winter fattening in white-crowned sparrow with comment on its regulation. *American Naturalist*. 100: 403-418.
- King, J.R., Mewaldt, L.R. 1981. Variation of the body weight in Gambel's White-crowned Sparrow in winter and spring: latitudinal and photoperiodic correlate. *Auk*. 98: 752-764.
- Klieber, M., 1961. *The fire of life: a introduction to animal energetics*. Wiley. New York.
- Koivula, K., Lathi, K., Rytönen, S., Orell, M. 1994. Do subordinates expose themselves to predation? Field experiments on feeding site selection by willow tits. *Journal of Avian Biology*. 25: 178-183.
- Langen, T.A., Rabenold, K.N. 1994. Dominance and diet selection in juncos. *Behavioural Ecology*. 5: 334-338.

- Lehikoinen, E. 1987. Seasonality of the daily weight cycle in wintering passerines and its consequences. *Ornis Scandinavica*. 18: 216-226.
- Lilliendahl, K., Carison, A., Welander, J., Ekman, J.B. 1996. Behavioural control of daily fattening in great tits (*Parus major*). *Canadian Journal of Zoology*. 74: 1612-1616.
- Lima, S.L. 1986. Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology*. 67: 377-385.
- Lundberg, P. 1985. Dominance behaviour, body weight and fat variation, and partial migrations in european blackbirds *Turdus merula*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 17: 185-189.
- Lyman, C.P., Willis, J.S., Malan, A., Wang, L.C.H. 1982. Hibernation and torpor in mammals and birds. Academic Press. New York.
- Machlis, L., Dodd, P.W.D., Fentress, J.C. 1985. The pooling fallacy: problems arising when individuals contribute more than one observation to the data set. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 68: 201-214.
- Martin, P., Bateson, P. 1993. Measuring behaviour an introductory guide. Cambridge University Press. Cambridge.
- McNab, B. 1989. Body mass, food habits, and the use of torpor in birds. *in* *Physiology of cold adaptations in birds*. Plenum Press, New York.
- McNamara, J.M., Houston, A.I. 1987. Starvation and predation as factor limiting population size. *Ecology*. 68: 1515-1519.
- McNamara, J.M., Houston, A.I., Lima, S.L. 1994. Foraging routine of small birds in winter: a theoretical investigation. *Journal of Avian Biology*. 25: 287-302.
- McNamara, J.M., Houston, A.I. 1990. The value of fat reserves and the tradeoff between starvation and predation. *Acta Biotheoretica*. 38: 37-61.
- Millikan, G.C., Gaddis, P., Pulliam, H.R. 1985. Interspecific dominance and the foraging behaviour of juncos. *Animal Behaviour*. 33: 428-435.
- Newton, I. 1969. Winter fattening in the bullfinch. *Physiological Zoology*. 42: 96-107.

- Nolan, V., Ketterson, E.D. 1983. An analysis of body mass, wing length and visible fat deposits of dark-eyed juncos wintering at different latitudes. *Wilson Bulletin*. 95: 603-620.
- Piper, W.H., Wiley, R.H. 1990. The relationship between social dominance, subcutaneous fat, and annual survival in wintering white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 26: 201-208.
- Pond, C.M. 1978. Morphological aspects and the ecological and mechanical consequences of fat deposition in wild vertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 519-570.
- Prinzinger, R.A., Preßmar, A., Schleucher, E. 1991. Body temperature in birds. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 99: 499-506.
- Pyle, P., Howell, S.N.G., Yumick, R.P., DeSante, D.F. 1987. Identification guide to north american passerines. Slate Creek Press. Bolinas, California.
- Ramenofsky, M., Gray, J.M., Johnson, R.B. 1992. Behavioural and physiological adjustment of birds living in winter flocks. *Ornis Scandinavica*. 23: 371-380.
- Reinertsen, R.E. 1996. Physiological and ecological aspects of hypothermia. *in* Avian energetics and nutritional ecology. ed. C. Carey. pp. 125-157. Chapman & Hall. New York.
- Reinertsen, R.E., Haftorn, S. 1983. Nocturnal hypothermia and metabolism in the willow tit (*Parus montanus*) at 63 °N. *Journal of Comparative Physiology*. 151: 109-118.
- Reinertsen, R.E., Haftorn, S. 1984. The effect of short-term fasting of metabolism and nocturnal hypothermia in the willow tit *Parus montanus*. *Journal of Comparative Physiology*. 154: 23-28.
- Reinertsen, R.E., Haftorn, S. 1986. Different metabolic strategies of northern birds for nocturnal survival. *Journal of Comparative Physiology*. 156: 655-663.
- Rising, J.D. 1996. A guide to the identification and natural history of the sparrows of the United States and Canada. Academic Press. New York.
- Rogers, C.M. 1987. Predation risk and fasting capacity: do wintering birds maintain optimal body mass? *Ecology*. 68: 1051-1061.

- Rogers, C.M. 1995. Experimental evidence for temperature-dependent winter lipid storage in the dark-eyed junco (*Junco hyemalis oreganus*) and song sparrow (*Melospiza melodia morphna*). *Physiological Zoology*. 68: 277-289.
- Rogers, C.M., Nolan, V., Ketterson, E.D. 1993. Geographic variation in winter fat of dark-eyed juncos: displacement to a common environment. *Ecology*. 74: 1183-1190.
- Rogers, C.M., Rogers, C.J. 1990. Seasonal variation in daily mass amplitude and minimum body mass: a test of a recent model. *Ornis Scandinavica*. 21: 105-114.
- Rogers, C.M., Smith, J.N.M. 1993. Life-history theory in the nonbreeding period: Trade-offs in avian fat reserves? *Ecology*. 74: 419-426.
- Rohwer, S., Wingfield, J.C. 1981. A field study of social dominance, plasma level of luteinizing hormone and steroid hormone in wintering Harris' sparrows. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 57: 173-183.
- Root, T.L. 1988a. Environmental factor associated with avian distributional boundaries. *Journal of Biogeography*. 15: 489-505.
- Root, T.L. 1988b. Energy constraints on avian distribution and abundance. *Ecology*. 69: 330-339.
- Roskaft, E., Jarvi, T., Bakken, M., Bech, C., Reinertsen, R.E. 1986. The relationship between social status and resting metabolic rate in great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). *Animal Behaviour*. 34: 838-842.
- Sabine, W.S. 1955. The winter society of the Oregon junco: the flock. *Condor*. 57: 88-111.
- Sabine, W.S. 1956. Integrating mechanisms of winter flock of juncos. *Condor*. 58: 338-341.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling why animal size so important*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Schmidt-Nielsen, K. 1990. *Animal physiology adaptation and environment*. 4th ed. Cambridge University Press. Cambridge.

- Schneider, K.J. 1984. Dominance predation and optimal foraging in white-throated sparrow flocks. *Ecology*. 65: 1820-1827.
- Scott, I., Evans, P.R. 1992. The metabolic output of avian (*Sturnus vulgaris*, *Calidris alpina*) adipose tissue liver and skeletal muscle: implications for BMR/body mass relationships. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 103A: 329-332.
- Silverin, B., Viebke, P.A., Westin, J. 1984. Plasma levels of luteinizing hormone and steroid hormones in free-living winter groups of willow tits (*Parus montanus*). *Hormones and Behavior*. 18: 367-379.
- Smith, R.D., Metcalfe, N.B. 1997. Diurnal, seasonal and altitudinal variation in energy reserves of wintering snow buntings. *Journal of Avian Biology*. 28: 216-222.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J. 1995. *Biometry, the principles and practice of statistics in biological research*. 3th ed. Freeman and company. New York.
- Stuebe, M.M., Ketterson, E.D. 1982. A study of fasting in tree sparrows (*Spizella arborea*) and dark-eyed junco (*Junco hyemalis*): ecological implications. *Auk*. 99: 299-308.
- Swanson, D.L. 1990a. Seasonal variation of vascular oxygen transport in the dark-eyed junco. *Condor*. 92: 62-66.
- Swanson, D.L. 1990b. Seasonal variation in cold hardiness and peak rates of cold-induced thermogenesis in the dark-eyed junco (*Junco hyemalis*). *Auk*. 107: 561-566.
- Swanson, D.L. 1991a. Seasonal adjustments in metabolism and insulation in the dark-eyed junco. *Condor*. 93: 538-545.
- Swanson, D.L. 1991b. Substrate metabolism under cold stress in seasonally acclimatized dark-eyed juncos. *Physiological Zoology*. 64: 1578-1592.
- Walsberg, G.E. 1986. Thermal consequences of roost-site selection: the relative importance of three modes of heat conservation. *Auk*. 103: 1-7.
- Webb, D.R., Rogers, C. M. 1988. Nocturnal energy expenditure of dark-eyed juncos roosting in Indiana during winter. *Condor*. 90: 107-112.

- Wiedenmann, R.R., Rabenold, K.N. 1987. The effects of social dominance between two subspecies of dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Animal Behaviour*. 35: 856-864.
- Wingfield, J.C., Ball, G.F., Dufty Jr., A.M., Hegner, R.E., Ramenofsky, M. 1987. Testosterone and aggression in birds. *American Scientist*. 75: 602-608.
- Witter, M.S., Swaddle, J.P. 1995. Dominance, competition, and energetic reserves in the european starling, *Sturnus vulgaris*. *Behavioral Ecology*. 6: 343-348.
- Withers, P.C., 1977. Measurements of Vo_2 , Vco_2 and evaporative water loss with a flow through mask. *Journal of Applied Physiology*. 42: 120-123.